

SÉRIE A, n° 1297
N° D'ORDRE : 2166

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Bogdan VARITCHAK

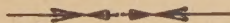
1^{re} THÈSE. — CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DU DÉVELOPPEMENT DES ASCO-
MYCÈTES.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 12/2 1931 devant la Commission d'examen

Président : M. P.-A. DANGEARD

Examineurs : { M. A. DEREIMS
 { M. F. PICARD



PARIS

IMPRIMERIE DE LA FACULTÉ DE MÉDECINE

JOUVE & C^{ie}, ÉDITEURS

15, RUE RACINE, 15

—
1931



Digitized by the Internet Archive
in 2026

SÉRIE A, n° 1297
N° D'ORDRE : 2166

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Bogdan VARITCHAK

1^{re} THÈSE. — CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DU DÉVELOPPEMENT DES ASCO-
MYCÈTES.

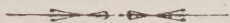
2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le

1931 devant la Commission d'examen

Président : M. P.-A. DANGEARD

Examineurs : { M. A. DEREIMS
 { M. F. PICARD



PARIS

IMPRIMERIE DE LA FACULTÉ DE MÉDECINE

JOUBE & C^{ie}, ÉDITEURS

15, RUE RACINE, 15

1931

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

MM.

Doyen Ch. MAURAIN, *Professeur*, Physique du globe.

Doyen honoraire . . . M. MOLLIARD.

Professeurs honoraires. { A. JOANNIS.
H. LE CHATELIER.
H. LEBESGUE.
A. FERNBACH.
A. LEDUC.
E. HÉROUARD.

ÉMILE PICARD Analyse supérieure et algèbre supérieure
G. KOENIGS Mécanique physique et expérimentale.
E. GOURSAT Calcul différentiel et calcul intégral.
P. JANET Electrotechnique générale.
F. WALLERANT Minéralogie.
P. PAINLEVÉ Mécanique analytique et mécanique céleste.
Gabriel BERTRAND Chimie biologique.
M^{me} P. CURIE Physique générale et radioactivité.
M. CAULLERY Zoologie (Évolution des êtres organisés).
G^e URBAIN Chimie minérale.
Émile BOREL Calcul des probabilités et Physique mathém.
L. MARCHIS Aviation.
Jean PERRIN Chimie physique.
Rémy PERRIER Zoologie (Enseignement P.C.N.).
H. ABRAHAM Physique.
M. MOLLIARD Physiologie végétale.
E. CARTAN Géométrie supérieure.
L. LAPICQUE Physiologie générale.
E. VESSIOT Théorie des fonctions et théorie des trans-
formations.

Professeurs A. COTTON Physique générale.
J. DRACH Application de l'analyse à la géométrie.
Charles FABRY Physique.
Charles PÉREZ Zoologie.
Léon BERTRAND Géologie structurale et géologie appliquée.
R. LESPIEAU Théories chimiques.
E. RABAUD Biologie expérimentale.
P. PORTIER Physiologie comparée.
E. BLAISE Chimie organique.
P.-A. DANGEARD Botanique.
Paul MONTEL Mécanique rationnelle.
P. WINTREBERT Anatomie et histologie comparées.
O. DUBOSCQ Biologie maritime.
G. JULIA Mathématiques générales.
A. MAILHE Etude des combustibles.
L. LUTAUD Géographie physique et géologie dynamique
Eugène BLOCH Physique théorique et physique céleste.
Henri VILLAT Mécanique des fluides et applications.
Ch. JACOB Géologie.
P. PASCAL Chimie minérale
Léon BRILLOUIN Théories physiques.
V. AUGER Chimie appliquée.
E. ESCLANGON Astronomie.

H. BÉNARD Méca.expér. des fluides.	A. DUFOUR Physique (P.C.N.).
G. MAUGUIN Minéralogie.	F. PICARD Zoologie (Evolution des êtres organisés).
A. MICHEL-LÉVY Pétrographie.	ROBERT-LÉVY Zoologie.
E. PÉCHARD Chimie (Ens ^e P.C.N.).	L. DUNOYER Optique appliquée.
M. GUICHARD Chimie minérale.	A. GUILLIERMOND Botanique (P.C.N.)
A. GUILLET Physique.	A. DEBIERNE Radioactivité.
L. BLARINGHEM Botanique.	M. FRÉCHET Calcul des Probabilités et Physiques mathémat.
A. DEREIMS Géologie.	
A. DENJOY Calcul diffé ^l et intégr ^l .	M ^{me} RAMART-LU-
E. DARMOIS Physique.	CAS Chimie organique.
C. BRUHAT Physique.	PAUTHENIER Physique (P.C.N.).
H. MOUTON Chimie physique.	BÉGHIN Mécanique des fluides.
L. JOLLEAUD Paléontologie.	FOCH Mécanique des fluides.
M. JAVILLIER Chimie biologique.	

Secrétaire A. PACAUD.



CONTRIBUTION A L'ÉTUDE
DU
DÉVELOPPEMENT DES ASCOMYCÈTES
PAR
BOGDAN VARITCHAK

PRÉFACE

Lorsque nous avons abordé la question du développement du périthèce chez les Ascomycètes nous avons l'intention de limiter cette étude au groupe des Pyrénomycètes. Mais au cours de nos travaux nous avons rencontré des espèces qui nous ont paru particulièrement intéressantes.

Bien qu'ayant étudié un grand nombre d'espèces, faute de matériel et à cause d'autres difficultés nous avons dû nous borner ici à l'exposition du développement d'un nombre assez restreint.

En terminant ce travail, nous pensons avec reconnaissance à la mémoire de M. N. Patouillard qui a bien voulu guider nos premiers pas en mycologie. Si nous avons pu mener ce travail à bonne fin c'est seulement grâce à M. P.-A. Dangeard, qui nous a soutenu dans nos efforts et dans le laboratoire duquel nous avons été heureux de pouvoir travailler pendant trois années. Nous prions cet excellent Maître d'agréer l'expression de notre gratitude.

Nous remercions M. E. Föex directeur de station de la pathologie végétale de Paris et M. V. Vouk professeur à la faculté des sciences de Zagreb qui ont bien voulu nous permettre de travailler pendant les vacances dans leurs laboratoires ainsi que M. Fron et M. Maublanc auprès

desquels nous avons toujours trouvé le meilleur accueil.

Nous sommes heureux de remercier particulièrement notre excellent ami M. R. Kühner avec qui nous avons fait tant d'excursions et qui nous a aidé dans la récolte des échantillons.

Enfin nous prions M. R. Warnier professeur agrégé à l'Université de Zagreb d'agréer nos remerciements et l'expression de notre reconnaissance.

INTRODUCTION

Dans le présent mémoire qui est une contribution à l'étude du développement des Ascomycètes nous avons étudié un certain nombre de ces Champignons et essayé d'approfondir ainsi nos connaissances sur cette remarquable classe de végétaux inférieurs. Une pléiade de savants mycologues ont déjà, nous ne l'ignorons pas, obtenu bien des résultats importants. Mais malgré toutes les notions acquises, malgré les magnifiques efforts si souvent couronnés de succès, il restait encore beaucoup à faire pour les raisons que nous allons exposer.

1. La question du développement chez les Ascomycètes est intimement liée avec le problème de la sexualité. Dans tous les jeunes asques, à part quelques exceptions, il se produit ce qu'on appelle la fusion d'angécienne, fusion qu'il faut regarder comme une fécondation. D'où proviennent ces deux noyaux qui vont fusionner ? Un passage rapide à travers les différents groupes de Champignons nous apprend que leur origine n'est pas toujours la même. Vue la grande différence d'opinions à cet égard, les choses se compliquent étrangement. Nous n'insistons pas sur ce point parce que nous aurons l'occasion de revenir à plusieurs reprises sur cette question dans notre travail ; nous nous contentons d'indiquer qu'il y a un grand intérêt à établir cette origine.

2. Ce qui paraît certain, c'est que les manifestations sexuelles chez les Ascomycètes sont, au moins en apparence, en voie de rétrogradation. On a pensé que ce processus ne s'opère pas brusquement mais progressivement. En rapport avec ce fait les organes correspondants ont

subi une transformation qui semble aller de pair avec l'organisation générale. Cela nous permet d'entrevoir la filiation de ces organismes. C'est un fait très important parce que la phylogénie des Champignons est aujourd'hui encore interprétée de différentes manières. Tandis que les uns sont partisans d'une origine monophylétique, les autres professent une sympathie plus prononcée pour l'origine polyphylétique. La solution de ce problème a une importance d'autant plus grande que de la phylogénie à une classification naturelle il n'y a qu'un pas.

3. Nous venons de voir qu'en étudiant le développement des Ascomycètes, on est amené à des problèmes du plus haut intérêt par exemple la sexualité et la phylogénie. Il n'existe qu'un seul travail de grande envergure qui tient compte de ces problèmes : c'est celui de M. P.-A. Dangeard. C'est à lui que nous devons une interprétation simple, claire et logique de ces faits. Pourtant certains travaux sont dans une flagrante contradiction avec les idées professées par ce savant. En ce qui concerne notre manière d'envisager ces problèmes, nous l'exposerons dans le chapitre *Considérations générales et conclusions* et en même temps, nous discuterons les diverses opinions récentes les plus en vogue. Pour le moment nous soulignons seulement le fait que le nombre des espèces bien étudiées est infiniment petit par rapport au nombre des espèces décrites jusqu'à présent.

4. D'autre part, on sait que les Ascomycètes déterminent chez les plantes cultivées un grand nombre des maladies qui font parfois des dégâts très sensibles. Pour remédier à ces maux, il faut combattre les causes. Pour choisir judicieusement la méthode et le moment d'une intervention salubre, et pour avoir le maximum de chances de réussite il faut d'abord bien connaître dans chaque cas le Champignon mis en cause. C'est pour cela que l'étude du développement des Champignons et surtout des Champignons parasites est d'un haut intérêt non

seulement pour la science pure, mais encore pour la science appliquée — la pathologie végétale.

* * *

Ce travail est divisé en deux parties. Dans la première, nous allons exposer nos études sur *Ascoidea rubescens*. C'est un Champignon appartenant au groupe des *Hemiasci*. L'étude de cette espèce nous a permis de saisir clairement le véritable caractère de ce groupe. C'est pour cela que nous avons intitulé la première partie de ce mémoire *Hemiasci*. Par contre la deuxième partie est consacrée à l'étude des Ascomycètes proprement dits. Ici nous allons exposer nos recherches sur le développement de quatre espèces différentes et ensuite, dans un chapitre à part, nous exposerons nos *Considérations générales et conclusions*.

TECHNIQUE

Pour réaliser ce travail il nous a suffi d'appliquer rationnellement les méthodes qui sont aujourd'hui courantes en histologie. Nos fixateurs de choix ont été ceux à base d'acide osmique. Pour colorer nos préparations nous avons employé surtout :

I. Hématoxyline avec mordantage et régression à l'alun de fer ammoniacal.

La solution d'Hématoxyline a été ainsi préparée :

Glycérine	10 cmc.
Alcool éthylique à 96 %	10 cmc.
Eau distillée	80 cmc.
Hématoxyline	1 gr.

II. La triple-coloration de Flemming.

Dans les manuels de technique botanique, on trouve plusieurs variantes de cette méthode de coloration par lesquelles on peut obtenir des préparations assez satisfaisantes. Mais une longue expérience nous a appris que pour chaque espèce il faut procéder par tâtonnements pour obtenir le procédé qui convient le mieux.

Nous donnerons des détails plus précis au fur et à mesure que cela nous paraîtra nécessaire.

PREMIÈRE PARTIE

HEMIASCI (Brefeld) Varitchak

Introduction. — Le nom d'*Hemiasci* a été créé par Brefeld pour désigner un certain groupe de Champignons inférieurs qui d'après lui doit représenter la transition entre les Phycomycètes (1) et les Ascomycètes. Cet auteur a rangé aussi *Ascoidea rubescens* parmi ces Champignons. Comme il n'a pas été bien étudié au point de vue cytologique nous nous sommes chargé de ce soin.

Nous pouvons dire que pendant nos recherches sur *Ascoidea rubescens* nous avons obtenu des résultats qui semblent avoir une certaine importance pour la mycologie. En réalité l'étude de cette espèce nous a révélé la véritable nature des *Hemiasci* et nous avons été en mesure d'interpréter d'une manière nouvelle ce groupe très intéressant de Champignons inférieurs. Pour mieux mettre en relief ces résultats nous avons été obligé d'exposer dans ce travail nos considérations théoriques d'une manière très détaillée.

1. Nous ferons remarquer que, si nous employons assez souvent, au cours de cette étude le terme de Phycomycètes pour désigner l'ensemble des Champignons inférieurs dont la plupart possèdent un thalle formé d'hyphes non cloisonnés (Siphomycètes de P.-A. Dangeard) il reste bien entendu que ce n'est pour nous qu'un terme commode dont l'acception est consacrée par l'usage. C'est pour cette raison que nous avons cru pouvoir le conserver, bien qu'il laisse préjuger que les Champignons constituent un groupe polyphylétique dont les souches se trouveraient parmi différentes familles d'algues, alors qu'en réalité nous pensons qu'ils forment un groupe autonome et monophylétique.

Pour des raisons de clarté nous allons diviser la première partie de notre travail en deux chapitres parce que nous avons eu grand soin de ne pas mêler les faits positifs et constatés avec nos interprétations. C'est ainsi qu'on trouvera exposées dans le premier chapitre intitulé : *Ascoidea rubescens* Brefeld nos recherches sur ce Champignon. C'est seulement à propos du cytome que nous nous sommes permis de tirer quelques conclusions d'ordre général.

Par contre, dans le chapitre suivant qui se divise en plusieurs parties, nous allons exposer nos conceptions :

1. Sur la position systématique d'*Ascoidea rubescens*.
2. Sur la signification des *Hemiasci*.
3. Sur les relations de ce Champignon avec les groupes voisins, telles que nous les comprenons.

En même temps nous exposerons dans ce chapitre toutes les conséquences théoriques qu'on peut tirer à notre avis de cette étude sur l'*Ascoidea rubescens*.

CHAPITRE I

Ascoidea rubescens Brefeld

Le genre *Ascoidea*. — Il y a seulement deux espèces connues jusqu'à présent, qui composent le genre *Ascoidea*. Ce sont : *Ascoidea rubescens* et *Ascoidea saprolegnioides*. L'espèce type : *Ascoidea rubescens* fut trouvée la première par Lindau et étudiée ensuite par lui et Brefeld.

En 1898, Holtermann nous apprit à connaître la deuxième espèce de ce genre : *Ascoidea saprolegnioides*. Depuis ce temps les espèces d'*Ascoidea* ont été considérées d'ordinaire comme *Hemiasci* quoiqu'il y ait eu des conceptions contraires. C'est ainsi que Saccardo a rangé les espèces d'*Ascoidea* parmi les *Gymnoascaceae*. Nous reviendrons sur ce point dans le deuxième chapitre.

On peut dire qu'aujourd'hui la morphologie de l'*Ascoidea rubescens* est bien connue, grâce aux travaux de Lindau et de Brefeld. Nous admirons sans réserves les beaux dessins très explicatifs fournis par ces auteurs. Quant à *Ascoidea saprolegnioides* c'est Holtermann qui en a donné d'excellentes figures.

Au point de vue cytologique seul, *Ascoidea rubescens* a été étudié par M^{lle} Popta. Pourtant nos connaissances sur l'évolution nucléaire chez cette espèce sont restées dans l'obscurité la plus complète. M^{lle} Popta étudia le développement des asques sur le matériel vivant comme sur le matériel fixé. Nous pouvons confirmer entièrement les observations faites *in vivo*. Cependant les observations de cette nature, quoique très instructives, sont insuffisantes pour résoudre la question de l'évolution nucléaire

dans les asques, étant donné qu'elles ne révèlent pas les phénomènes intimes de cette évolution. Quant au matériel fixé, il fut traité de telle façon que nous ne nous étonnons pas, que la solution définitive de cette question ait échappé à cet auteur. Cette question exige un matériel abondant ainsi qu'une méthode accomplie que nous étions en mesure d'appliquer grâce aux progrès remarquables de la cytologie moderne.

Le matériel pour l'étude de l'*Ascoidea rubescens*. — Nous avons trouvé *Ascoidea rubescens* dans les environs de Paris surtout au Bois de Boulogne, au Bois de Vincennes, à Saint-Cyr l'Ecole, à Saint-Cloud, à Trappes et à Versailles. Plus tard, nous avons retrouvé cette espèce en Yougoslavie dans les environs de Zagreb.

Ce Champignon vit dans des conditions particulières : on ne le trouve que dans la sève excrétée par les blessures des arbres à partir du printemps jusqu'à l'automne. Là, il peut former soit une pellicule à peine perceptible, soit une culture épaisse de 10 à 20 mm.

Le matériel trouvé dans la nature nous a servi comme point de départ pour obtenir les cultures pures. Le milieu nutritif a été composé ainsi.

Moût de bière	500 cmc.
Décoction d'écorce de Hêtre	500 cmc.
Sulfate de Magnésium ($\text{SO}^4 \text{Mg}, 7 \text{H}^2\text{O}$)	5 gr.
Phosphate dipotassique ($\text{PO}^4 \text{K}^2\text{H}$)	5 gr.
Gélose	20 gr.

Nous indiquons que nous avons employé à peu près le même milieu pour nos cultures que M^{lle} Popta. Mais au lieu de faire des cultures sur des morceaux de bois de Hêtre stérilisés et trempés dans le liquide nutritif, nous avons additionné ce liquide de gélose pour obtenir un milieu solide et transparent.

Le milieu ainsi préparé nous a permis d'obtenir un matériel abondant et pur ce qui a grandement facilité nos recherches. De même le contrôle des cultures sous le

microscope ainsi que la fixation du matériel et l'inclusion à la paraffine ont été plus commodes.

À titre de comparaison, nous avons fixé aussi immédiatement sur place même le matériel trouvé dans la nature. Les résultats obtenus ont toujours été les mêmes.

Nous allons étudier *Ascoidea rubescens* particulièrement au point de vue de l'évolution nucléaire et du cytome en nous basant sur les préparations fixées (Flemming faible, Regaud) et colorées (Héματοxyline). En même temps nous complétons ces observations par l'étude vitale.

A. Étude sur l'évolution nucléaire chez *Ascoidea rubescens*.

Le mycélium et la reproduction végétative. — Comme point de départ des observations sur l'évolution de ce Champignon, on peut prendre les conidies ou les ascospores. Le résultat final est toujours le même c'est-à-dire qu'il se forme un mycélium cloisonné à cellules poly-énergides, qui produit à son tour les éléments de la reproduction : conidies et ascospores. À ce point de vue, il n'y a pas de différence entre ces deux sortes de mycélium, si ce n'est le fait que dans le premier cas, le mycélium est un peu plus vigoureux que dans le second. Malgré cela, les ascospores accusent une grande homogénéité au point de vue de la forme, de la grandeur et de la structure cytologique. Chaque cellule végétative du mycélium possède à peu près une dizaine de noyaux qui, chez les cellules adultes, sont répartis dans la couche pariétale du plasma.

Le mycélium une fois formé ne tarde pas à procéder à la formation des conidies qui se forment sur les conidiophores représentés par de courtes branches latérales du mycélium, dressées en l'air. Aux points terminaux, elles produisent les conidies par une sorte de bourgeonnement. La figure 1 pag. 14 représente les détails cytologiques. La cellule terminale se prolonge légèrement et forme un renflement (fig. 1,

A) qui prend progressivement de la grandeur. C'est la jeune conidie qui est bourrée de protoplasme. Un peu plus tard, un certain nombre de noyaux pénètrent dans la

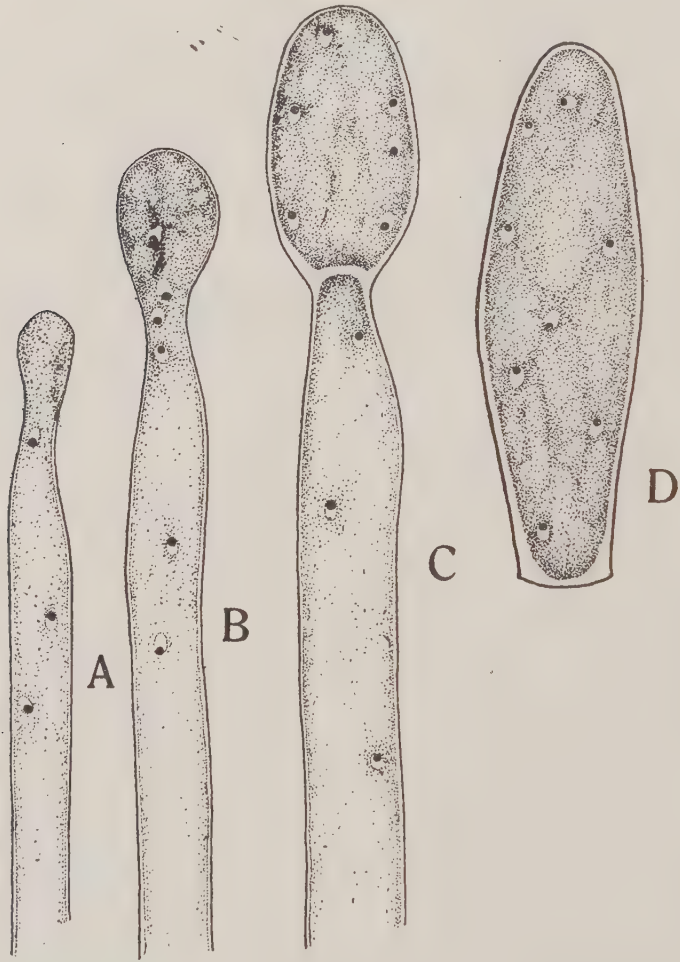


Fig. 1. — *Ascoidea rubescens*. Formation d'une conidie.

jeune conidie (fig. 1, B) se séparant du conidiophore par une membrane (fig. 1, C). La conidie ainsi formée atteint bientôt ses dimensions définitives. Le conidiophore poursuit sa croissance apicale et c'est pour cela que la conidie

une fois formée, prend finalement une position latérale et laisse la place libre au sommet pour la production d'une seconde conidie et ainsi de suite.

La figure 1, D représente une conidie détachée. Elle aussi est polyénergide. Le nombre des noyaux qui est d'abord assez restreint augmente à la suite des mitoses successives. Dans les cellules végétatives, les noyaux se divisent de la même manière, et nous avons pu constater que le nombre des chromosomes était toujours de deux. C'est une constatation qui ne manque pas d'un certain intérêt. Mais cela va devenir évident seulement quand nous allons aborder la question de l'évolution nucléaire dans les asques.

Nous dirons encore quelques mots sur la germination des conidies. Si l'on ensemence les conidies sur le milieu nutritif que nous avons employé d'ordinaire (voir page 12) la germination se produit au bout d'une demi-journée. Etant donné que la conidie est polyénergide, le tube germinatif et aussi le mycélium sont polyénergides dès le début.

La reproduction sexuelle. — Maintenant nous allons parler de la reproduction sexuelle c'est-à-dire de la formation des asques, de l'évolution des noyaux et de la formation des ascospores.

Le mycélium commence à former les asques après quelques jours d'une abondante production de conidies. On peut observer que la formation des asques augmente progressivement et parallèlement avec la diminution de la production des conidies. Si l'on ajoute de nouveau du liquide nutritif à une culture pure la formation des conidies reprend de nouveau.

Au commencement le jeune asque ne diffère en rien des autres cellules végétatives du mycélium (fig. 1, Pl. I). Le plasma qui forme d'abord une couche pariétale et possède de nombreux noyaux devient bientôt plus abondant et

présente à ce moment un aspect réticulé. Mais la plus grande partie du plasma reste malgré cela dans le voisinage de la paroi comme on peut le voir au moment de la formation des spores. En même temps, on peut constater une accumulation de matières de réserve : le glycogène et les gouttelettes d'huile. On peut facilement mettre en évidence le glycogène avec le Lugol, comme dans les cellules du mycélium. Ces substances de réserves seront utilisées plus tard pendant la formation des ascospores.

Chaque noyau a un nucléole qui se colore plus intensivement que le reste. Le nucléole est situé d'une façon excentrique comme c'est le cas chez les *Erysiphaceae*, mais ici le centrosome est visible seulement immédiatement avant et après la mitose. Le reste du noyau apparaît homogène dans les préparations fixées au Flemming faible et colorées à l'Hématoxyline ferrique. A un moment donné on constate le rapprochement de deux noyaux privilégiés, qui se mettent bientôt en contact et dont le volume augmente légèrement (fig. 2, Pl. I). Comme nous le savons déjà, ces deux noyaux contiennent chacun deux chromosomes ; ils ne tardent pas à se fusionner (fig. 3, Pl. I) ainsi que le font les nucléoles à leur tour. Le volume de ce noyau double est beaucoup plus grand que celui des autres noyaux (fig. 4, Pl. I). Avec différents colorants, il prend une coloration diffuse qui ne permet pas de distinguer le réseau chromatique. Quant au nucléole, il est toujours bien colorable. C'est le noyau double qui fournit à la suite de nombreuses divisions les noyaux des futures ascospores.

Le fuseau de la première division du noyau double est très grand et nous pensons que c'est à ce moment que s'opère la réduction chromatique parce que plus tard, on trouve pendant les mitoses que le nombre de chromosomes est de deux comme c'est le cas pendant la division des noyaux dans le mycélium ou dans les conidies. Nous n'avons trouvé que deux stades qui se rapportent à la première mitose malgré les milliers et les milliers de prépa-

rations que nous avons examinées. Le premier stade que nous attribuons à la prophase présente un noyau dans lequel on voit en dehors du nucléole, dans la substance homogène du noyau proprement dit, un certain nombre de petits granules très colorés. Au pôle opposé par rapport au nucléole qui est placé excentriquement, se trouve un granule, également très chromatique et lié par un trabécule avec le reste du noyau : c'est le centrosome. Nous mentionnons ici que l'apparition du centrosome précède la mitose. On ne le trouve jamais dans un noyau en repos. Le deuxième stade a été représenté par une mitose (fig. 5, Pl. I). Le fuseau dit achromatique est très net et long. On distingue quatre granules plus denses et un granule à côté du fuseau. Étant donné que nous n'avons pas trouvé les autres stades, il est difficile de se prononcer sur la signification de cette figure, mais nous sommes tenté d'interpréter ces quatre masses qu'on voit le long du fuseau comme les chromosomes qui s'acheminent vers les pôles. La masse voisine du fuseau correspond bien, d'après la grandeur, au nucléole.

Dans les stades suivants, on trouve souvent 2-4-6 ou plusieurs grands noyaux à côté de noyaux plus petits (fig. 6, 7, 8 ; Pl. I). Ces grands noyaux dont la taille peut être différente proviennent du noyau double tandis que les autres proviennent des noyaux primaires de l'asque. La différence de taille chez ces grands noyaux s'explique facilement par le fait que toutes les mitoses ne sont pas forcément simultanées. L'aspect morphologique de ces noyaux est si caractéristique qu'il mérite d'être décrit. Le noyau proprement dit est plus ou moins aplati et affecte la forme d'un disque et comme toujours, il prend une coloration homogène et diffuse, qui ne permet pas de voir le réseau chromatique. Dans le noyau vu latéralement, le nucléole qui est très chromophile semble lui être accolé et paraît occuper une position centrale dans les noyaux, vue de face (fig. 6 et 8, Pl. I).

Sur ce point, on peut facilement obtenir la certitude si l'on met au point sous le microscope un de ces noyaux qui sont dans la position latérale. Une légère pression exercée sur la préparation suffit pour déplacer ce noyau de telle manière qu'on peut le voir de face. Au fur et à mesure que les noyaux se divisent, ils deviennent de plus en plus petits de telle sorte qu'on ne distingue pas bien les noyaux primaires de ceux qui proviennent d'un noyau double

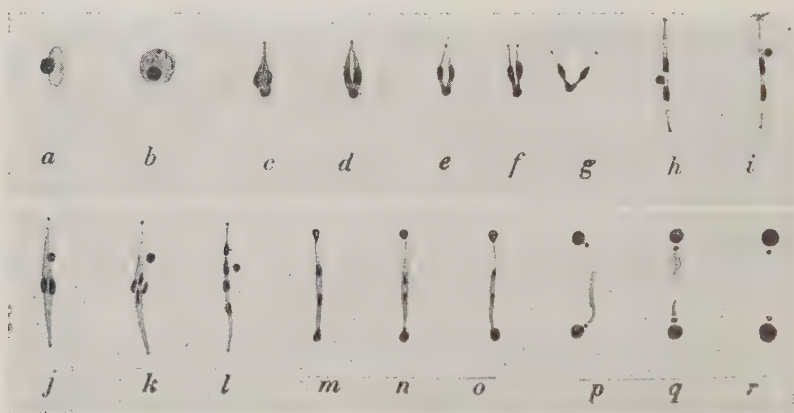


Fig. 2. — *Ascoidea rubescens*. Différents stades de division des noyaux dans les organes végétatifs (b-h) et dans les sporangies (a, h-r)

(fig. 2, Pl. II). La différence morphologique entre ces deux séries de noyaux s'atténue légèrement mais progressivement. Nous avons trouvé dans plusieurs asques tous les noyaux en division (fig. 1, Pl. II). Ces divisions simultanées sont assez fréquentes et nous allons reconstituer la division des noyaux d'après les différents stades que nous avons pu trouver.

Avant tout, il faut mentionner que la grandeur du fuseau est proportionnelle à la grandeur du noyau. La première indication de la division est l'apparition du centrosome dans le noyau à la proximité du nucléole (fig. 2, a; pag. 18). Nous n'avons pas trouvé les autres stades de la

prophase. Dans les stades suivants, le fuseau est déjà formé (fig. 2, *h, i, j*). On y trouvait deux chromosomes placés sur le fuseau parallèlement ou perpendiculairement à ce dernier. Chacun de ces deux chromosomes se divise en deux et on voit nettement ces quatre chromosomes dans la figure 2, *k*. Au-dessus de la plaque équatoriale, on remarque le nucléole qui va bientôt disparaître dans le plasma. Les chromosomes vont s'acheminer vers les pôles du fuseau (fig. 2; *l, m, n, o, p*), où la masse chromatique se condense. Le fuseau se rompt au milieu (fig. 2, *q*) et disparaît progressivement. Finalement les noyaux issus de la division se trouvent séparés l'un de l'autre et à côté de chacun d'eux on trouve un centrosome (fig. 2; *r*). La Planche II, figure 2 représente un asque avec les noyaux à ce stade. Les noyaux ne tardent pas à prendre leur aspect normal.

Nous rappelons ici que les noyaux végétatifs se divisent à peu près de la même manière dans les conidies et dans les cellules du mycélium. Ils possèdent le même nombre de chromosomes comme tous les autres noyaux dans les asques à l'exception du noyau double. Par conséquent la réduction chromatique s'accomplit pendant la première mitose. En outre, nous avons réussi à observer la formation du fuseau pendant la mitose des noyaux végétatifs. Nous pouvons constater que la première indication de la division est l'apparition du centrosome dans le noyau, comme c'est le cas chez les noyaux issus du noyau double. Ensuite on observe quelques filaments chromatiques, le noyau devient plus chromophile et en même temps le centrosome s'achemine vers la périphérie du noyau (fig. 2, *b*). Un peu plus tard le noyau devient entièrement chromatique. Sa morphologie change de même. Le noyau devient plus ou moins allongé; à l'un des deux pôles on trouve le centrosome qui pendant ce temps a augmenté légèrement son volume tandis que le nucléole est situé tout à fait à la périphérie (fig. 2, *c*). Dans le stade suivant,

toutes les parties du noyau sont très colorées. Un pôle est occupé par ce centrosome et à l'autre, on trouve le nucléole. Entre ces deux pôles on voit la masse chromatique qui va fournir les chromosomes. A la suite de cette disposition des éléments nucléaires le noyau prend un aspect plus fusiforme vers le pôle qui est occupé par le centrosome. Cet aspect caractéristique du noyau va s'accroître et en même temps on observe la différenciation de la masse chromatique en chromosomes, qui finalement sont placés l'un à côté de l'autre (fig. 2, *e*). Dans ce stade le centrosome est relié par les trabécules avec les chromosomes, tandis que le nucléole occupe toujours le pôle opposé. A un moment donné le centrosome se divise en deux parties. Ce sont les centrosomes du fuseau. Chacun de ces deux centrosomes est rattaché par un trabécule à un des chromosomes (fig. 2, *f*). A cause de cela le noyau prend l'aspect d'un angle aigu. La grandeur de cet angle augmente à la suite de l'écartement des centrosomes jusqu'à 180°, c'est-à-dire jusqu'à la formation du fuseau (fig. 2 ; *g*, *h*).

Les stades ultérieurs sont identiques à ceux que nous trouvons pendant la division des noyaux dans les asques. Ces stades ont déjà été décrits et représentés par nous dans la même figure (*h-r*).

Retournons maintenant à l'évolution des noyaux dans le sac sporifère. Constatons d'abord que tous les noyaux dans ces sacs ont été en division. Par conséquent on peut dire en général que les noyaux de ces deux séries se comportent de la même façon pendant la mitose, mais les noyaux qui proviennent du noyau double possèdent au commencement des fuseaux relativement plus grands. Au fur et à mesure qu'ils se multiplient, cette différence s'atténue légèrement mais progressivement. Même fait que celui que nous avons déjà indiqué pour les deux séries de noyaux quiescents.

Cependant la destinée de ces noyaux va être très différente : ceux qui proviennent du noyau de fécondation sont

destinés aux spores de l'asque ; les autres vont dégénérer et disparaître par la suite : ces derniers prennent à l'Hématoxyline une coloration homogène qui ne permet pas une différenciation entre le noyau proprement dit et le nucléole. Il semble également qu'ils ne se divisent plus. Au contraire, les noyaux qui proviennent du noyau double continuent à se diviser et finalement semblent être un peu plus petits.

Au moment de la formation des spores la différence entre ces deux séries de noyaux devient plus nette (fig. 3, Pl. II). Les noyaux qui proviennent des noyaux doubles s'entourent de protoplasme et forment des sporès qui sont d'abord filiformes, tandis que les autres restent en dehors dans l'épiplasma. Au point de vue morphologique, il y a aussi une différence. Les noyaux des jeunes spores se présentent comme de petits points bien colorés entourés d'une hyalosphère, tandis que les noyaux contenus dans l'épiplasma semblent être plus grands et entièrement colorés. Ces noyaux deviennent de plus en plus petits ; ils peuvent se réunir souvent en groupes et ensuite ils disparaissent complètement.

De temps en temps, on peut voir dans les préparations où l'on trouve les plus jeunes stades, des ascospores renfermant un nucléole et un centrosome. Il est difficile de dire si le centrosome joue un rôle ou non pendant la formation de ces ascospores mais nous ne le croyons pas : on ne trouve aucune indication pour le soutenir. D'après ce que nous avons pu constater, il semble que les ascospores se forment par la condensation du plasma autour des noyaux comme c'est le cas pour les Exoascées.

Les ascospores s'arrondissent au fur et à mesure qu'elles grandissent (fig. 4, Pl. II). Mais elles restent toujours plus ou moins aplaties d'un côté. Finalement, elles se recouvrent d'une membrane et prennent leur forme caractéristique (fig. 5, Pl. II). Elles ne possèdent qu'un noyau. C'est une exception très rare que de rencontrer une ascospore à deux noyaux.

Les ascospores possèdent une forme analogue à celle de certains *Saccharomycetaceae* et *Endomycetaceae* ; une fois formées, elles sont entourées par l'épiplasme qui, dans ce stade final, paraît homogène. On ne trouve plus trace des noyaux dégénérés. Les ascospores sont ensuite déchargées avec l'épiplasme au dehors et laissent la place pour la formation d'un nouvel asque.

La cellule sous-jacente peut commencer sa transformation en asque avant que l'asque, qui doit être remplacé par elle, ait achevé son évolution. A cause de ce développement précoce, on trouve dans de telles cellules deux séries de noyaux.

Dans certains cas, l'asque qui doit succéder à un autre se forme latéralement au lieu de prendre la même direction que le précédent (fig. 1, Pl. III).

De tels cas semblent nous indiquer qu'il faut attribuer surtout aux forces osmotiques à l'intérieur de l'asque, le phénomène de son déchargement. Dans le cas concret que nous avons décrit, on ne peut attribuer aucun rôle à la pression exercée à la base d'un asque mûr par un jeune asque qui se trouve en voie de formation. En outre on constate que la membrane de l'asque devient avec l'âge, de plus en plus épaisse surtout vers le sommet où se forme sur le côté intérieur une sorte de papille. C'est l'endroit où la membrane va être perforée au moment du déchargement des ascospores (fig. 5, Pl. II).

Cette évolution des noyaux dans les asques, telle que nous l'avons exposée est typique, mais il y a aussi des exceptions.

I. Nous avons indiqué que le noyau double fournit les noyaux des ascospores, tandis que les autres vont dégénérer. Pourtant quelques noyaux qui proviennent du noyau double peuvent dégénérer eux aussi. A la suite d'incidents, dont nous ne pouvons pas déterminer la cause, certains noyaux de la première série cessent de se diviser. Peut-être s'agit-il d'un simple retard dans la division. Quoi

qu'il en soit, de pareils noyaux semblent être incapables de devenir un centre autour duquel s'organise la spore. On les trouve encore dans l'épiplasme quand les ascospores sont déjà formées (fig. 2, Pl. III). La forme de ces noyaux ne laisse aucun doute sur leur caractère. Ils sont destinés fatalement à la dégénérescence et à la disparition.

II. M^{lle} Popta a déjà mentionné dans son travail certaines anomalies dans le développement des asques. Ce sont les cas tératologiques où l'asque sous l'influence d'une excitation extérieure (par exemple un éclairage brusque et puissant) subit une irritation qui peut entraîner également une bipartition du sac sporifère. Il s'agit évidemment d'une réorganisation intérieure, au moyen de laquelle se rétablit l'équilibre à l'intérieur de l'asque. Si l'excitation se prolonge pendant un certain laps de temps, le jeune asque dégénère sous l'influence de cette excitation extérieure c'est-à-dire qu'il arrête son développement.

Dans nos préparations, nous avons observé des phénomènes semblables. Le jeune asque forme au sommet une boule (fig. 3, Pl. III), qui grossit (fig. 4, Pl. III) et finalement se sépare du reste par une cloison (fig. 5, Pl. III). Dans les cellules ainsi formées, on trouve deux séries de noyaux parce que la fusion a lieu avant la formation de la cloison. Cela nous indique nettement que ce sont des cas tératologiques. Le développement normal du sac sporifère a été empêché. Lohwag avait (101) déjà remarqué avant nous ces cellules, mais il les assimilait à des « *Dauerzellen* » (1). Ces cellules terminales sont-elles capables de former des spores ? Nous ne le croyons pas. Mais il faut avouer qu'il est difficile de dire ce qu'elles deviennent plus tard. Quant à la cellule inférieure, elle reprend peu à peu l'aspect d'une cellule végétative.

La germination des ascospores. — Si l'on ensemence les ascospores sur milieu à la gélose, en boîtes de Petri,

1. Kystes ou cellules de conservation.

la germination se produit dans un délai de 36 heures. La figure 3, page 24 nous montre les différents stades de la germination. L'ascospore peut germer en n'importe quel point, avec un tube germinatif où s'engage et se divise le noyau de la spore. Bientôt le tube germinatif subit le cloisonnement et se transforme en mycélium de telle sorte que les cellules du mycélium sont polyénergides de bonne heure. Le mycélium qui provient des ascospores a un diamètre plus faible que celui des conidies. Aussi les asques sont plus petits. Nous pouvons conclure que le diamètre du mycélium et la grandeur des asques sont variables. Quant aux ascospores, leur forme est typique, leur gran-

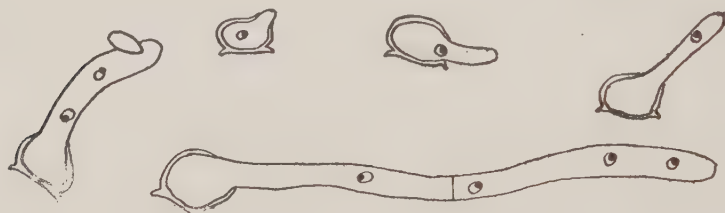


Fig. 3. — *Ascoidea rubescens*. Germination des spores.

deur est constante et elles se forment toujours de la manière que nous avons décrite. Nous mentionnons encore que nous avons employé comme point de départ pour nos cultures une seule ascospore ou une seule conidie. Ces cultures ont été faites à plusieurs reprises.

B. Étude du cytome chez l'*Ascoidea rubescens*.

Introduction. — Avant d'exposer nos observations sur le cytome chez l'*Ascoidea rubescens*, il nous semble utile de dire quelques mots en général sur cette formation.

On suppose que le cytome est un élément constitutif de la cellule végétale et il existe un grand nombre de travaux à propos de cette formation qu'on désigne également sous le nom de chondriome. On peut facilement mettre en

évidence ces mitochondries avec les méthodes dites « mitochondriales ». Ils ont été considérés comme une formation bien caractérisée surtout au point de vue histo-chimique, formation que l'on trouve aussi bien dans les cellules animales que dans les cellules végétales. Mais à la suite de nombreuses recherches, on s'est aperçu qu'il est nécessaire de faire la distinction entre les éléments qu'on peut mettre en évidence avec les méthodes « mitochondriales ». Un pas décisif dans cette direction a été fait par P.-A. Dangeard. Il a étudié ces éléments dans les cellules végétales.

Dans son travail sur *Selaginella Kraussiana* (37) il a démontré clairement que, chez les plantes, il s'agit de deux séries d'éléments différents. Cette différence consiste principalement dans leur évolution et dans leur rôle. Les uns sont les plastes, les autres sont les mitosomes. D'après lui la cellule végétale possède alors le plastidome et le cytome. Les Champignons qui sont dépourvus de chlorophylle n'ont que le cytome. Si l'on emploie la terminologie « mitochondriste » on peut parler chez les plantes de mitochondries actives et de mitochondries inactives. Mais à quoi correspond exactement le chondriome des cellules animales, cela reste encore à voir.

Bien que la distinction précise de ces éléments ait été établie en plastidome et en cytome, on constate que certains cytologistes continuent à employer indifféremment le terme de mitochondrie pour ces deux formations. Ce fait curieux s'explique d'ailleurs fort bien si l'on considère que le mot « mitochondrie » est très usité. Personnellement il nous semble que la distinction en mitochondries actives et inactives n'ajoute rien à la distinction fondamentale entre cytome ou chondriome et plastidome.

Du fait qu'on trouve le cytome un peu partout dans les cellules végétales, la question se pose de sa permanence et de son origine. A cet égard on se trouve en présence de trois opinions principales.

1. Le cytome est une formation constitutive de toutes les cellules végétales qui se transmet d'une génération à l'autre sans naître de nouveau, c'est-à-dire qu'il est constant.
2. Le cytome naît de nouveau.
3. Le cytome ~~subit~~ subit dans certains périodes de l'évolution une modification qui empêche de le mettre bien en évidence.

Evidemment il est difficile de distinguer le cytome dans tous les stades d'évolution d'un asque, comme nous avons eu l'occasion de le constater au cours de nos recherches sur les Ascomycètes. Mais cette question n'entre pas dans le cadre des recherches que nous nous sommes proposées. Si nous consacrons malgré cela une large partie au cytome, c'est parce que nous nous sommes rendu compte que l'*Ascoidea rubescens* est une espèce de choix pour une étude de cette nature. En effet ce Champignon nous a permis de suivre pas à pas toutes les modifications que le cytome subit au cours du développement de cette espèce.

En outre, le sac sporifère chez *Ascoidea rubescens* est particulièrement favorable pour l'étude de l'évolution du cytome parce que :

1. Le cytome est très important dans cette espèce.
2. L'asque et les ascospores sont hyalines et possèdent une dimension tellement favorable qu'on peut facilement observer le cytome dans les préparations les plus fines.
3. Le cytome dans les asques présente plusieurs stades caractéristiques. On peut établir la chronologie exacte de ces différents stades d'après l'évolution des noyaux dans l'asque et la formation des ascospores. Par conséquent, dans le cas présent, on peut examiner cette formation dans des conditions particulièrement favorables, que l'on ne retrouve pas quand on examine le cytome dans les cellules-mères du pollen chez les Angiospermes.

4. Finalement, il est impossible de confondre les éléments du cytome avec ceux du plastidome étant donné que chez *Ascoidea rubescens*, le plastidome est absent comme c'est le cas chez tous les autres Champignons. C'est un avantage qui n'est pas négligeable.

Observations vitales. — Si l'on examine les cellules vivantes de l'*Ascoidea* sous le microscope avec un fort grossissement, on voit dans le plasma les filaments allongés qui sont très réfringents. Cette propriété du cytome facilite les observations *in vivo* et nous n'avons pas eu besoin de recourir aux colorations vitales.

Cette formation a été déjà observée chez l'*Ascoidea* par M^{lle} Popta qui parle d'une *streifige Structur* du plasma. Cette *structure striée* correspond en réalité à ce qu'on désigne aujourd'hui sous le nom de cytome. Cela peut facilement se vérifier sur les préparations fixées et colorées. Dans les asques, on ne peut pas observer le cytome à cause de l'abondance des gouttelettes graisseuses qui sont très réfringentes. De plus il subit dans les asques une transformation caractéristique. C'est aussi une des causes pour lesquelles M^{lle} Popta n'a pas vu dans les asques la *structure striée* du plasma.

Les observations postvitales. — Le matériel qui nous a servi pour faire les préparations a été fixé et inclus à la paraffine. Comme fixateur nous avons employé le Regaud IV avec postchromisation. Les coupes ont été faites au microtome à des épaisseurs différentes. Nous avons constaté qu'il était absolument nécessaire de faire les coupes de deux μ d'épaisseur. Autrement la coloration à l'Hématoxyline ferrique ne réussissait pas bien. De cette manière on peut obtenir des préparations de toute beauté. Dans les cellules végétatives du mycélium en pleine croissance, le cytome se présente sous la forme de cordons très allongés (mitosomes). Ces cordons sont rarement ramifiés

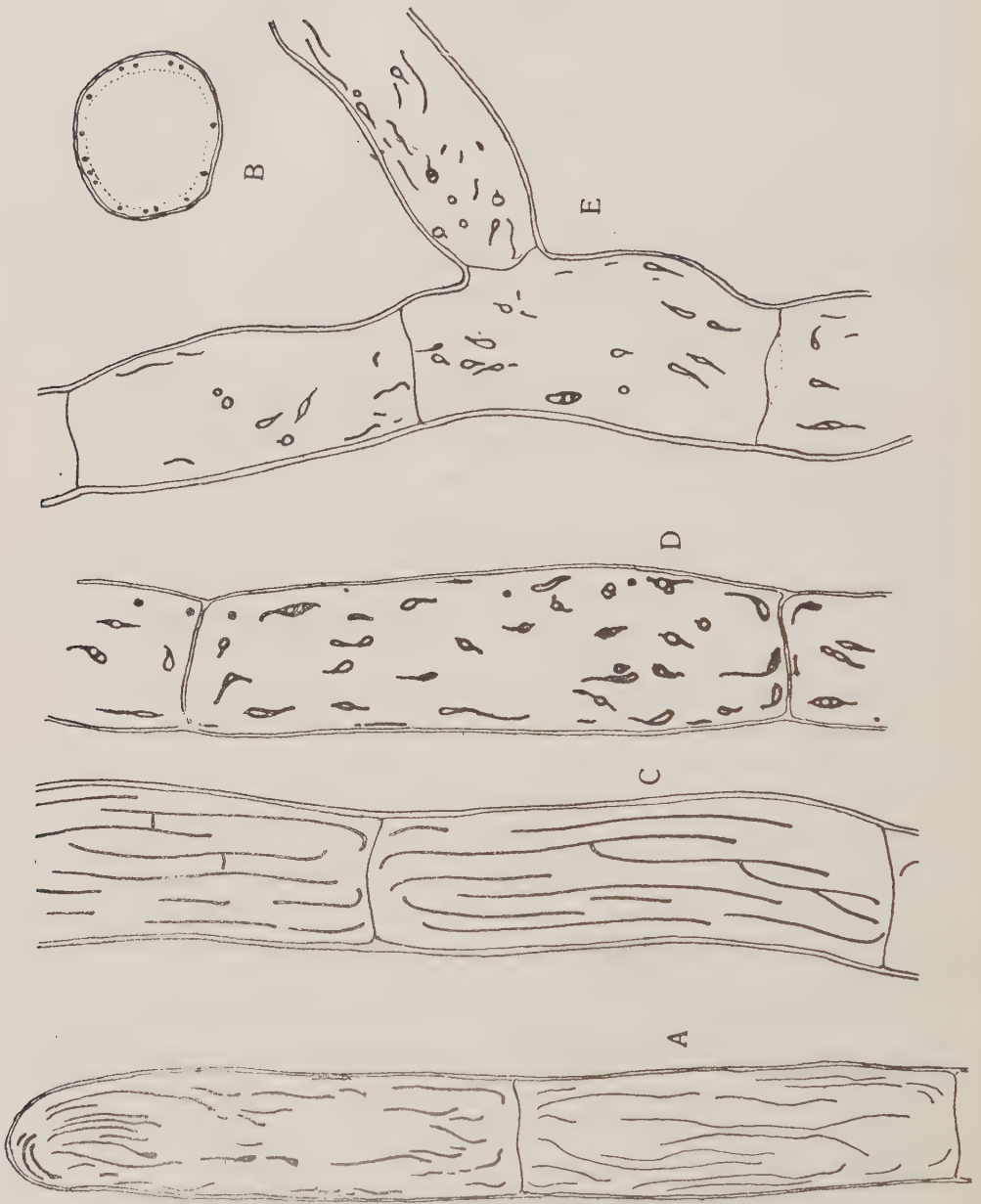


Fig 4 — *Ascoidea rubescens*. Différents aspects du cytome dans les cellules végétatives.

ou anastomosés entre eux (fig. 4, A, pag. 28), et dans la cellule terminale ils semblent être plus vigoureux. Ils se trouvent dans la couche pariétale du plasma comme on peut les voir dans les coupes effectuées dans le sens perpendiculaire du mycélium (fig. 4, B). Dans les cellules âgées qui possèdent un diamètre plus grand, ils ne sont pas aussi serrés que dans les jeunes cellules. Leur aspect est modifié et les cordons ne sont pas aussi longs. Ils sont souvent ramifiés et anastomosés en forme d'H (fig. 4, C). Les cordons montrent assez souvent de petites vésicules, qui se trouvent rarement dans les cellules jeunes. Par contre dans les cellules très âgées qui sont déjà atteintes par la nécrose, le cytome présente les signes nets d'une dégénérescence. Ici on trouve les courts bâtonnets qui sont souvent renflés et forment les vésicules (fig. 4, D et E). On voit alors que la forme du cytome change avec l'âge de la cellule. Dans les préparations on voit aussi que les cordons qui sont d'abord très longs se fragmentent, et c'est ainsi que se forment des bâtonnets plus ou moins longs.

D'où provient le cytome du jeune mycélium ? Nous pouvons répondre tout de suite : Le cytome chez *Ascoidea rubescens* se transmet d'une génération à l'autre par les conidies et les ascospores.

Pour donner les détails de la transmission de ces éléments d'une génération à l'autre, nous allons décrire le cytome des conidies et celui des asques.

Le cytome des conidies. — Nous avons déjà rendu compte de la formation et de la germination des conidies. Ces phénomènes n'étaient connus qu'au point de vue morphologique. Ici nous voulons parler du cytome.

Dans les ébauches des jeunes conidies qui sont remplies de plasma on voit pénétrer les cordons du cytome (fig. 5 ; pag. 30). Au fur et à mesure que la jeune conidie augmente de volume, elle se remplit de cytosomes, qui sont

plus ou moins parallèles. Ils sont situés dans la couche pariétale du plasma. A un moment donné, on constate que les cordons sont interrompus à la hauteur de la future base de la conidie. Peu après apparaît la membrane qui délimite la conidie par rapport au conidiophore. C'est



Fig. 5. — *Ascoidea rubescens*. Cytome dans les conidies en voie de formation.

ainsi que se constitue le cytome des conidies. Dans les conidies plus âgées, il n'est pas distribué d'une manière aussi régulière que dans les conidies jeunes. Pendant la germination des conidies le cytome s'accroît et pénètre dans le tube germinatif. Voilà le procédé par lequel les futures cellules végétatives du mycélium sont dotées de cytome.

Le cytome de l'asque et son évolution. — Comme complément nécessaire à ce que nous allons dire sur l'évolution du cytome dans les asques, nous donnerons un certain nombre de figures. On remarque tout de suite qu'il existe une différence entre ces figures et celles que nous avons données pour illustrer l'évolution des noyaux, en ce sens, que dans le premier cas la grandeur des asques semble être plus régulière que dans le second.

Pourtant ce fait s'explique facilement. D'abord on sait que la grandeur des ascospores chez *A. rubescens* est constante, par contre les asques peuvent varier assez sensiblement. Ensuite si l'on envisage un de ces asques dans sa jeunesse, on constate que jusqu'à la maturation des ascospores, il devient progressivement de plus en plus grand. En tenant compte de ces faits nous avons choisi avec intention parmi les asques, dans nos préparations, ceux qui présentent les différents stades successifs de l'évolution des noyaux, mais qui sont en même temps de plus en plus grands pour montrer ce qui se passe dans la réalité. En se qui concerne le choix des figures représentant l'évolution du cytome, il était impossible d'appliquer ce procédé, parce que nous avons été obligé de tenir compte uniquement de l'aspect du cytome. C'est pour cela qu'on trouvera à côté d'asques relativement petits d'autres qui sont deux fois plus grands, ainsi que des asques coupés dans différentes directions.

Pour bien apprécier l'évolution du cytome dans l'asque nous rappelons ici quelques faits déjà connus. L'asque chez *Ascoidea rubescens* a une formation tantôt terminale tantôt latérale. Une fois mûr, l'asque décharge ses ascospores avec l'épiplasmé au dehors et est remplacé par un autre et ainsi de suite. Autrement dit les asques peuvent se former en séries. La cellule sous-jacente peut commencer sa transformation en asque avant la décharge de l'asque précédent. Dans ce cas, le cytome a déjà subi une certaine modification comme nous allons le voir. C'est

pour cela qu'il faut d'abord porter notre attention sur le premier asque de la série. Dans un jeune asque de cette sorte le cytome est bien visible. Il est constitué par les cordons vigoureux plus ou moins parallèles entre eux. On trouve rarement des vésicules et en général on peut dire que le cytome du jeune asque ressemble tout à fait

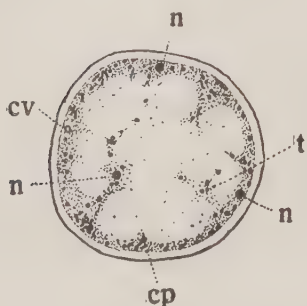


Fig. 6. — *Ascoidea rubescens*.

Sac sporifère coupé perpendiculairement à sa plus grande longueur. Le cytome se présente sous forme de granules et de courts bâtonnets (*cp*, couche pariétale du plasma qui renferme la plus grande partie des éléments du cytome; *cv*, cytosome en forme de vésicule; *n*, noyau; *t*, trabécule protoplasmique avec les éléments du cytome).

au cytome d'une jeune cellule végétative. Il se trouve situé dans la couche pariétale du plasma. Les coupes du jeune asque effectuées dans le sens perpendiculaire sont particulièrement instructives, car elles montrent nettement la répartition du cytome dans la cellule. Le cytome se présente dans ces préparations sous forme de granules parce que les éléments de cette formation sont découpés perpendiculairement à sa plus grande longueur (fig. 6, pag. 32).

Mais bientôt cette formation va subir une transformation caractéristique comme nous allons le voir. Les cordons du cytome se fragmentent et forment les cordons plus ou moins longs. Leur épaisseur est la même que celle des longs cordons. En même temps on remarque l'apparition de nombreuses vésicules. Après ce stade que nous appelons volontairement avec Wagner « vésiculaire » on constate que les filaments du cytome sont devenus beaucoup plus fins.

Cette évolution peut être abrégée chez les asques qui succèdent à celui qui est le premier de la série. Il est vrai qu'un pareil asque peut avoir au commencement un cytome ressemblant presque complètement à celui des cellules végétatives (fig. 1, Pl. IV), mais le plus souvent

cette formation est un peu modifiée comme nous l'avons déjà indiqué (fig. 2 et 5, Pl. IV). Cette modification se produit à la suite d'une transformation précoce de la cellule végétative en asque qui va remplacer le précédent. La figure 3, pl. IV nous représente un de ces cas. On voit un asque mûr qui est déjà presque vide et au-dessous duquel se trouve la cellule qui va devenir l'asque. Dans la couche pariétale du plasma de cette cellule, on voit le cytome qui a commencé sa transformation. Ce processus est déjà assez avancé au moment où la cellule commence à croître pour former un nouvel asque (fig. 2, Pl. IV).

Pendant ce temps l'asque est devenu plus riche en protoplasma qui devient réticulé. On trouve alors aussi le cytome dans les trabécules protoplasmiques, par conséquent un peu partout dans l'asque et principalement à proximité des parois (fig. 4, Pl. IV). On peut voir très bien cela dans nos figures 1 et 2 planche V. La première de ces deux coupes longitudinales est faite non loin des parois (fig. 1) tandis que la seconde a passé tout près des parois (fig. 2). C'est pour cela que dans le premier cas le cytome n'est pas aussi abondant que dans le second. Beaucoup de ces éléments possèdent encore des vésicules mais en général, les filaments sont devenus encore plus fins qu'ils n'ont été auparavant. Bientôt le cytome dans l'asque est constitué seulement par ces filaments. Si la coupe a été faite un peu obliquement ces filaments apparaissent dans la préparation ³ plus courts qu'ils ne sont en réalité (fig. 5, Pl. V). On voit alors que le cytome après avoir traversé le stade « *vésiculaire* » prend aspect de fins filaments plus ou moins courts qui peuvent être aussi légèrement courbés ou infléchis. On peut avoir simultanément ces différents stades de l'évolution du cytome, si l'on obtient dans la préparation une partie du filament qui porte le jeune asque (fig. 3, 4, Pl. V). Ils sont à tel point caractéristiques qu'on peut bien les distinguer même si l'on dessine seulement le cytome sans tenir compte de la

membrane cellulaire (fig. 4, Pl. V). La partie *a* appartient à l'asque, *b* à la cellule végétative qui commence sa transformation en asque, *c* à la cellule végétative en pleine croissance ; elle possède un cytome normal en forme de longs cordons vigoureux.

Nous mentionnons encore que la figure 6, planche IV nous montre le cytome pendant la division des noyaux. Les fuseaux sont très mal conservés à cause de la fixation au Regaud. Mais on constate que ces phénomènes nucléaires n'ont aucune influence visible sur le cytome.

La description de l'évolution ultérieure du cytome présente certaines difficultés. Les éléments du cytome sont dispersés un peu partout dans le plasma et orientés au hasard (fig. 1 et 2, Pl. VI). Ils seront forcément découpés de différentes manières d'après leur position par rapport au plan de la section. Cette différence est d'autant plus accentuée que la préparation doit être très mince. Par conséquent, quand on trouve un granule, on ne peut pas affirmer avec certitude que c'est un sphérosome, parce qu'il se peut très bien qu'il s'agisse simplement d'un filament découpé perpendiculairement. Pourtant il faut bien reconnaître que parmi ces filaments, il s'en trouve aussi qui présentent certainement les signes d'une désagrégation en granules. C'est un aspect du cytome bien connu, souvent trouvé et dessiné par les auteurs dans différents matériaux. En outre on trouve des granules disposés en chapelets, ce qui semble confirmer l'hypothèse de la désagrégation des filaments en sphérosomes (fig. 3, Pl. VI). La figure 4, planche VI est intéressante parce qu'elle montre une préparation dans laquelle tous les éléments du cytome semblent être représentés par des sphérosomes. D'après ce que nous avons dit jusqu'à présent, il est clair que cet aspect ne correspond pas tout à fait à la réalité. C'est pour cela que nous pouvons dire que nos connaissances sur l'évolution du cytome pendant cette période laissent à désirer. Nous croyons bien qu'une partie

du cytome peut se transformer en granules, mais le reste garde sa forme filamenteuse, comme on le verra au moment de la formation des ascospores. A ce moment là, les cytosomes se ramassent autour des noyaux issus du noyau double, qui sont devenus les centres de formation de futurs ascospores (fig. 5, Pl. VI). Les embryons des ascospores sont filiformes au moment le plus jeune de leur formation, dès qu'elles se manifestent. La totalité du cytome se trouve répartie entre ces embryons, de telle sorte qu'on ne trouve plus les éléments de cette formation dans l'épiplasma (fig. 6, Pl. VI). Ici le cytome se présente sous forme de courts filaments très fins et de granules qui sont probablement les filaments découpés. Il peut arriver de temps en temps que quelques-uns de ces éléments restent en dehors, dans l'épiplasma. Dans ce cas là ils vont dégénérer et disparaître dans le plasma. Les figures 7, pl. VI, et 1, 2, 3 ; pl. VII, représentent les différents stades de la formation des ascospores jusqu'à leur maturation complète. Pourtant l'aspect du cytome à leur intérieur ne change plus ; il est le même que dans les embryons des ascospores. La figure 4, planche VII représente un asque qui a déchargé ses ascospores et son épiplasma.

Quand l'ascospore germe, elle forme un tube germinatif qui se transforme plus tard en mycélium. Son cytome se forme aux dépens de celui de l'ascospore.

En résumé nous pouvons dire que le cytome de l'asque se transmet par les ascospores à une nouvelle génération.

Son comportement pendant la formation des ascospores indique clairement qu'il est vraiment un élément constitutif de la cellule, d'autant plus que, dans le cas contraire, on ne pourrait pas expliquer sa transmission régulière d'une génération à l'autre. Quant au rôle de cette formation dans la vie cellulaire, il est difficile de se prononcer pour le moment, étant donné que nous n'avons trouvé aucune indication précise qui serait capable de nous fournir une explication satisfaisante.

CHAPITRE II

La position systématique de l'*Ascoidea rubescens* et les prétendues relations de ce Champignon avec les groupes voisins.

Introduction. — Dans les lignes qui vont suivre nous allons exposer nos conceptions sur la position systématique de l'*Ascoidea rubescens* et sur les prétendues relations de ce Champignon avec les groupes voisins, comme nous les comprenons. Forcément nous allons nous occuper de considérations phylogénétiques. C'est pour cela que nous croyons utile de nous expliquer ici à cet égard.

A la base de toutes les spéculations phylogénétiques on trouve l'idée de l'évolution qui de son côté échappe presque complètement à nos observations immédiates. Mais on peut ranger les organismes vivants dans des séries plus ou moins continues et progressives. En outre on peut trouver les transitions entre ces séries ce qui nous laisse entrevoir le chemin parcouru par l'évolution. Pourtant il faut reconnaître que, dans ce procédé il y aura toujours de l'arbitraire. A cause de cela nous nous rendons parfaitement compte de la fragilité des spéculations de cette nature. Mais les faits constatés jusqu'à présent et les conclusions qu'on peut tirer de ces faits sont telles que nous ne pouvons pas rester indifférent à cet égard.

Ces considérations conduisent à des problèmes d'ordre général. Nous ne voulons pas reculer devant ces problèmes, au contraire nous tâcherons de les résoudre dans la mesure du possible. S'ils ne sont pas toujours faciles à résoudre d'une manière tout à fait satisfaisante, par contre on peut

les préciser davantage et ainsi faciliter les solutions futures.

Ce chapitre est également divisé en plusieurs parties comme le chapitre précédent.

Hemiasci. — Quand on consulte certains livres mycologiques, il semble que la position systématique de l'*Ascoidea rubescens* a été déjà définitivement fixée. Nous ne sommes pourtant pas du même avis parce qu'on a méconnu jusqu'alors la véritable nature du sac sporifère chez l'*Ascoidea rubescens* et on opère souvent avec des notions qui ne sont pas toujours très précises.

Comme nous le savons déjà, Brefeld a rangé cette espèce parmi les *Hemiasci*. D'après lui ce groupe est constitué par les Champignons qui sont intermédiaires entre les Phycomycètes et les Ascomycètes possédant les sporanges qui ressemblent aux asques.

N'oublions pas que Brefeld fait dériver les asques des sporanges comme il fait descendre les basides des conidiophores. Il croit même avoir trouvé les formes intermédiaires (*Mesomyceten*, voir le tableau à la page 38) possédant d'une part des sporanges ressemblants aux asques (*Hemiasci*) et d'autre part des conidiophores ressemblants aux basides (*Hemibasidii*). Parmi les *Hemiasci* il distingue trois types principaux et à chaque type correspond une famille (*Ascoideen*, *Protomyceten*, *Theleboleen*). Le mycélium chez les *Hemiasci* est cloisonné comme celui des Ascomycètes. Leurs sporanges sont plus proches des sporanges des Phycomycètes que des asques des Ascomycètes. Mais ils se distinguent des premiers par le fait que la forme de leurs sporanges et des spores est devenue plus caractéristique et moins variable. En somme nous pouvons résumer ainsi les caractères de ce groupe d'après Brefeld. En ce qui concerne les organes de reproduction, les *Hemiasci* correspondent aux Phycomycètes, tandis que la structure des organes végétatifs indique une affinité avec les Ascomycètes.

TABEAU DES FORMES INTERMÉDIAIRES D'APRÈS BREFELD :

MESOMYCETEN

(Zwischenformen)

HEMIASCI

Ascen-ähnliche Sporangien

exohemiasci

Ascoideen
(Ascoidea)

Protomyces
(Protomyces)

carpohemiasci

Theleboleen
(Thelebolus)

HEMIBASIDII

Basidien-ähnliche Conidienträger.

Conidienträger

Protobasidien-ähnlich

Ustilagineen
(Ustilago, etc.)

Autobasidien-ähnlich

Tilletieen
(Tilletia, etc.)

MYCOMYCETEN

(Höhere-Pilze)

ASCOMYCETEN

Sporangien in Ascen.

Eurosci

Carpocsci

BASIDIOMYCETEN

Conidienträger in Basidien.

Protobasidiomyceten

Autobasidiomyceten

Brefeld prévoit que le nombre d'*Hemiasci* augmentera avec le progrès de nos connaissances. Nous allons donner quelques détails à cet égard. En 1892, Lagerheim a décrit *Dipodascus albidus* (97). Plus tard (1895), Went a étudié *Monascus purpureus* qui a été trouvé par Dr Vordermann à Batavia dans l'Ang-Quac. Il a classé ce Champignon parmi les *Hemiasci* (140). Dans « Engler-Prantl ; *Die natürlichen Pflanzenfamilien* » (I. Teil I. Abteilung pag. 145, 1897), Schröter divise les *Hemiasci* ainsi.

I. *Ascoideaceae*

1. *Ascoidea*

2. *Dipodascus*

II. *Protomycetaceae*

1. *Protomyces*

2. *Endogone*

III. *Monascaceae*

1. *Monascus*

2. *Helicosporangium*

3. *Papulaspora*.

Cet auteur a du reste sur ce groupe de Champignons les mêmes idées que Brefeld.

En 1898 la liste d'*Hemiasci* s'accrut encore, Holtermann ayant décrit *Ascoidea saprolegnioides*, *Oscarbrefeldia pellucida* et *Conidiascus paradoxus*. Cet auteur est très sceptique à l'égard des spéculations de Brefeld, ignorant tout en outre de l'évolution nucléaire chez ces Champignons (89). En 1907, Juel a décrit un nouveau genre : *Taphridium*. Il l'a placé parmi les *Hemiasci* (91).

Après cela on a vraiment l'impression que la prévision de Brefeld sur l'élargissement du groupe des *Hemiasci* s'est accomplie.

Mais en réalité on a cette impression seulement parce qu'on a méconnu la véritable nature des asques et des sporanges. Pour Brefeld, l'asque est un sporange qui est devenu constant dans sa forme, sa grandeur et le nombre des spores.

Mais depuis ce temps, on a obtenu des éléments nouveaux capables de définir et d'interpréter l'asque d'une manière plus exacte. Nous mentionnons seulement en passant que Brefeld ne savait rien à cette époque de l'évolution des noyaux dans les asques, et de la fusion dangeardienne qui précède la formation des noyaux des futures ascospores. Il n'a donc connu ni le véritable caractère de l'asque, ni les différences profondes qui existent entre l'asque et le sporange. Par conséquent l'hypothèse de la dérivation des asques à partir des sporanges telle qu'elle était conçue par lui est dénuée de fondement et les *Hemiasci* au sens Brefeld n'ont plus aucune raison d'être.

Pourtant ce nom a persisté dans la littérature botanique avec des chances différentes. P.-A. Dangeard qui a contribué précisément le plus à approfondir nos connaissances sur l'asque, s'exprime ainsi à propos des *Hemiasci* (32, page 255) : « Nous conservons cette dénomination d'*Hemiasci* établie par Brefeld, en lui donnant un sens précis : nous rangerons dans cette catégorie tous les genres qui possèdent des sporanges asexuels, donnant naissance à des spores immobiles. » Nous remarquons encore qu'il a rangé dans cette catégorie aussi *Ascoidea rubescens*. Par conséquent ce Champignon est d'après lui un Phycomycète.

En 1907 il a semblé que les *Hemiasci* allaient sombrer définitivement. C'est Lotsy, adversaire déclaré des idées de Brefeld, qui s'acharnait dans ses leçons sur la phylogénie botanique contre ce groupe de Champignons. Nous pouvons lire à la page 441 de son livre intitulé : *Vortäge über botanische Stammesgeschichte* : « Wir haben schon früher betont, dass uns Brefelds Auffassung der Sporenschläuche der *Hemiasci* als Zwischending zwischen Sporangien und Asci nicht einleuchtet, und wir haben nicht umhin gekonnt, seine Argumente als schwache zu bezeichnen.

Es wäre aber offenbar möglich, dass spätere Untersuchungen über die *Hemiasci* Brefelds Meinungen mehr

annehmbar gemacht hätten, sehen wir also ob dies der Fall ist, und stellen wir uns zu gleicher Zeit die Frage, ob die *Hemiasci* überhaupt als Vorläufer der *Ascomyceten* betrachtet werden dürfen». Ensuite il critiqua et combattit l'un après l'autre tous les représentants des *Hemiasci*. Finalement il arriva à cette conclusion (103, page 449) : « Ich glaube, dass aus dem Vorhergehenden wohl zur Genüge hervorgeht, dass Brefelds Gruppe der *Hemiasci* ein mixtum compositum sehr heterogener Formen ist und dass Brefelds Homologisierung von Ascus und Sporangium unrichtig ist; die neueren cytologischen Untersuchungen haben, meiner Meinung nach, die Unhaltbarkeit von Brefelds Auffassungen über die *Ascomyceten* endgültig bewiesen ».

Nous retenons encore ici ce qu'a dit Lotsy à propos de l'*Ascoidea rubescens*. En s'appuyant sur le travail dû à M^{lle} Popta, il nia toutes les parentés supposées entre ce Champignon et les autres *Ascomycètes*. Il le considère comme un *Siphomycète* (103, page 443): « ... dessen nähere Verwandtschaft aber vorläufig noch nicht festgestellt werden kann, von welcher man aber ruhig behaupten kann, dass sie mit *Ascomyceten* nichts zu tun hat; und da sie mit diesen auch nicht einen einzigen Punkt gemeinsam hat, schwerlich als Uebergang zu den *Ascomyceten* betrachtet werden kann ».

On voit alors que Lotsy et Dangeard ont été à peu près du même avis, à savoir que l'*Ascoidea rubescens* est un *Phycomycète*. Ainsi il est devenu clair qu'il est impossible de soutenir la conception de Brefeld sur les *Hemiasci*.

Ward H. M. et Blackman V. H. s'expriment ainsi sur les *Hemiasci* dans un article sur les Champignons paru quelques années plus tard (139, page 339) :

« The group of the *Hemiasci* was founded by Brefeld to include forms which were supposed to be a connecting link between *Phycomycetes* and *Ascomycetes*. As mentioned before, the connexion between these two groups is very

doubtful, and the derivation of the ascus from an ordinary sporangium of the Zygomycetes cannot be accepted. The majority of the forms which were formerly included in this group have been shown to be either true Phycomycetes (like *Ascoidea*) or true Ascomycetes (like *Thelebolus*). *Eremascus* and *Dipodascus*, which are often placed among the Hemiasci, possibly do not belong to the Ascomycetes series at all ».

On voit que cette opinion n'est pas très favorable à ce groupe de Champignons créé par Brefeld.

En 1921 Juel s'exprime ainsi sur les *Hemiasci* (92, page 31):

«Die Abteilung Hemiasci umfasst nach meiner Auffassung die primitiven Typen der Mycomyceten, die wahrscheinlich den Phycomyceten am nächsten stehen, obgleich es ziemlich unklar ist, aus welcher oder welchen Ordnungen unter den letzteren sie hervorgegangen sind. Von den eigentlichen Askomyceten unterscheiden sich die Hemiasceen dadurch, dass ihre Sporangien oder Asken direkt am Mycel entstehen, während bei den Askomyceten Fruchtkörper mit askogenen Hyphen gebildet werden. Zwischen Sporangien und Asken dürfte bei den Hemiasceen kein prinzipieller Unterschied zu machen sein. Man nennt diese Organe Sporangien, wenn sie von Anfang an mehrkernig sind und zahlreiche Sporen erzeugen, Asken wenn sie anfangs nur ein Kernpaar enthalten, und nur acht oder weniger Sporen erzeugen. Die Asken dürften aber aus den Sporangien durch eine Reduktion in Bezug auf die Zahl der Kerne und Sporen hervorgegangen sein.

Die Abteilung Hemiasci möchte ich vorläufig in drei Verwandtschaftskreise teilen. Den ersten bildet allein die Gattung *Ascoidea*, den zweiten *Dipodascus*, die Endomycetaceen und die Saccharomyceten, den dritten die Protomycetaceen und die Exoasceen. Ob *Ascoidea* mit irgend einer der anderen Reihen verwandt ist oder nicht, scheint mir ganz unklar, da die Cytologie dieser Gattung noch unvollständig bekannt ist. Zwischen den beiden übrigen

Reihen bestehen ohne Zweifel nur entfernte verwandtschaftliche Beziehungen. Eine natürliche Abteilung der Pilze stellen also die Hemiasci nicht dar, ebensowenig als, z. B., die Abteilungen Zygomycetes oder Chytridinae».

En 1926 dans sa Morphologie comparée des Champignons, Gäumann emploie la désignation d'*Hemiasci* comme synonyme de *Protascineen*. Pour lui ce sont les Champignons : « ... bei welchen die Dikaryophase noch fehlt und bei welchen also aus den Sexualzellen als das Produkt des Sexualasktes unmittelbar ein Ascus hervorgeht..., (64, page 134) ». Le groupe ainsi défini est devenu très grand et il le divise comme suit :

Sous-classe : *Hemiasci*

A. Ordre : *Endomycetales*

I. Famille : *Dipodascaceae*.

II. Famille : *Endomycetaceae*

1. Genre : *Eremascus*

2. Genre : *Endomyces*

?. Genre : *Pericystis*

?. Genre. *Ascoidea*

III. Famille : *Saccharomycetaceae*

B. Ordre : *Exoascales*

I. Famille : *Protomycetaceae*

II. Famille : *Exoascaceae*.

On peut remarquer tout de suite que la position du genre *Ascoidea* n'est pas nette. Il suppose que ce genre doit être rangé dans le voisinage des *Endomycetaceae*. Pour *Ascoidea rubescens* il dit entre autre : « Leider ist der zytologische Entwicklungsgang dieser interessanten Art noch ungenügend bekannt ; wahrscheinlich entwickelt sie sich parthenogenetisch (Brefeld 1891, Popta 1899) » (64, page 145).

Dans cette même année Lohwag soutient avec vigueur que l'*Ascoidea rubescens* est un Phycomycète (101). Nous ne voulons pas discuter sur ce point avec cet excellent

auteur parce qu'il a eu tort d'avoir négligé complètement l'étude cytologique de cette espèce par les méthodes nouvelles.

Gwynne-Vaughan dans son livre sur la structure et le développement des Champignons (77) ne parle plus d'*Hemiasci*. Quant à *Dipodascus*, il se trouve à côté des *Endomycetaceae*.

N'oublions pas de mentionner que E. Fischer avait déjà quinze années auparavant écrit sur *Dipodascus albidus* et *Ascoidea rubescens* ce qui suit :

An die Endomyceten schliesst sich vielleicht auch *Dipodascus* an. Derselbe besitzt ein Mycel mit vielkernigen Zellen. An zwei benachbarten Hyphen oder an zwei aneinandergrenzenden Zellen derselben Hyphe entstehen als kurze Seitenzweige dicke, mehrkernige Gameten, die miteinander in offene Verbindung treten und einen langen spitzzulaufenden vielsporigen Ascus bilden. Ebenfalls vielkernig ist der Ascus von *Ascoidea*, nur entsteht derselbe asexuell (parthenogenetisch ?) » (55, pag. 896).

Nous pourrions continuer à citer mais cela nous paraît inutile. Ce que nous avons dit jusqu'à présent, est largement suffisant, pour qu'on puisse se former une opinion exacte.

En résumé on peut dire que la dénomination d'*Hemiasci* n'a pas eu toujours le même sens parce qu'on a désigné sous ce nom différents groupes de Champignons plus ou moins hétérogènes. Aussi on peut se demander s'il faut retenir ce groupe parmi les Ascomycètes, bien qu'il soit clair que tel qu'il était défini par Brefeld il n'a plus de raison d'être. Quant à la position systématique de l'*Ascoidea rubescens*, cette question reste toujours ouverte. Pour essayer de répondre à ces questions nous allons nous servir des résultats exposés dans le premier chapitre. Nous dirons encore que nous avons déjà en 1928 communiqué à l'Académie une note dans laquelle ont été exposés nos premiers résultats sur l'évolution nucléaire dans le sac sporifère de l'*Ascoidea*

rubescens (132)(1). La même année Guilliermond en parlant de ce Champignon dans un de ses nombreux travaux (75) considéra l'*Ascoidea rubescens* comme un Phycomycète. Pourtant il entrevit l'importance de nos résultats mais il reste dans l'expectative en attendant des confirmations plus amples de ce que nous avons avancé.

Comparaison entre *Ascoidea rubescens* et *Dipodascus albidus*. — Si l'on tient compte de la structure cytologique du sac sporifère chez *Ascoidea rubescens* et de l'évolution nucléaire dans ce sac pendant la formation des spores, on constate que ce Champignon est presque complètement isolé non seulement parmi les Ascomycètes mais encore parmi les autres Champignons que nous connaissons aujourd'hui. Pourtant quand on y regarde de près on voit qu'il existe encore un autre Champignon, mais seulement un pour le moment, qui sans aucun doute peut être rapproché de l'*Ascoidea rubescens*. C'est le *Dipodascus albidus*. Ce rapprochement nous semble tout à fait naturel et dans les lignes qui vont suivre nous allons essayer de justifier cette proposition.

On peut résumer l'évolution nucléaire dans le sac sporifère chez *Ascoidea rubescens* dans ces quatre points.

1. Le jeune asque est originairement polyénergide comme toutes les autres cellules végétatives.

1. Au moment de soumettre à l'impression notre manuscrit nous avons pris connaissance d'un livre de M.-H. Fitzpatrick intitulé : *The Lower Fungi (Phycomycetes)*. A la page 309 on a semblé mettre en doute nos résultats publiés en 1928 dans les Comptes rendus de l'Académie des Sciences (132) : On y trouve le passage suivant : « The genus has been inadequately investigated, and accounts based on cytological studies are contradictory (PORA, 1899 ; Lohwag, 1926 ; Varitchak, 1928 ; Walker, 1929). Apparently a fusion of sexual nuclei does not occur, and the spores seem not to be delimited by the astral rays. »

Nous considérons la première partie de notre travail comme la meilleure réfutation des hypothèses qu'a avancées cet excellent auteur à propos de l'*Ascoidea rubescens*.

2. A un moment donné deux noyaux privilégiés vont se fusionner.
3. Les noyaux des ascospores proviennent de ce noyau double.
4. Les noyaux primaires de l'asque (noyaux inutilisés) peuvent se diviser mais ensuite dégénèrent et disparaissent complètement dans l'épiplasme.

Voici comment se passe l'évolution nucléaire chez *Dipodascus*. D'après les travaux de Lagerheim, Juel, et P.-A. Dangeard, l'asque chez *Dipodascus albidus* prend naissance immédiatement à la suite d'une fusion entre deux gamétanges qui sont polyénergides. Parmi les noyaux de ces gamétanges, qui ne montrent d'abord aucune différence entre eux, deux noyaux entrent en contact, deviennent un peu plus grands et finalement se fusionnent. Le noyau double fournit, après de nombreuses divisions, les noyaux des ascospores, tandis que les autres dégénèrent.

Or on voit que les noyaux se comportent de la même façon dans les sacs sporifères de l'*Ascoidea rubescens* et chez le *Dipodascus albidus* quoique le premier ne possède pas des gamétanges qui se fusionnent comme le dernier.

Cette constatation est très importante parce qu'à notre connaissance, personne jusqu'à présent n'a contesté la reproduction sexuelle chez *Dipodascus*. Aujourd'hui il est généralement admis que les rameaux copulateurs de *Dipodascus* sont des gamétanges et non pas des gamètes, comme l'a pensé Lagerheim, ou des pollinodes et des carpogones d'après Juel. Nous allons anticiper maintenant sur ce que nous allons démontrer dans la deuxième partie de ce travail et nous dirons tout de suite que la fusion des gamétanges chez *Dipodascus* n'a pas la valeur d'une fécondation. Il y a seulement coïncidence entre ces deux phénomènes. Dans la fusion des deux gamétanges chez ce Champignon, il ne faut pas voir une plasmogamie c'est-à-dire une fécondation par plasma.

Ce qui importe, c'est la fusion des gamètes, qui sont

réduits chez *Dipodascus*, comme aussi chez *Ascoidea*, à l'état d'énergides sexuelles. Au point de vue général nous ne pouvons pas attribuer une grande importance à la fusion des gamétanges chez *Dipodascus* parce que les gamètes peuvent être réunies dès le début sous une même membrane. C'est le cas d'*Ascoidea rubescens*. Chez ce Champignon on ne trouve aucun transport des noyaux, ni aucun acte qui pourrait être interprété comme une plasmogamie. Si pourtant celle-ci existe, il est clair qu'elle doit se produire au moment de la fusion nucléaire. Par conséquent le fait qu'on ne trouve pas de fusion des gamétanges chez *Ascoidea rubescens*, comme c'est le cas chez *Dipodascus albidus*, ne modifie nullement l'essence même de la reproduction sexuelle chez ce Champignon. Elle est telle qu'on la connaît depuis longtemps chez *Dipodascus*.

Tenant compte des analogies remarquables que présentent ces deux Champignons aux points de vue :

1. Biologique,
2. De l'organisation générale,
3. De l'évolution des noyaux dans les sacs sporifères,

Nous proposons de les réunir en un groupe comme l'a fait jadis Schröter (49) quand il a créé la famille des « *Ascoideaceae* ».

Une nouvelle interprétation des *Hemiasci*. — Si l'on résume brièvement les principaux résultats que nous avons obtenus en étudiant l'évolution des noyaux chez *Ascoidea rubescens* on obtient une base solide qui nous permet de résoudre la question de la position systématique de ce Champignon. C'est pour cela que nous avons insisté sur ces quatre points dans la partie précédente. Nous avons aussi fait ressortir l'analogie qui existe entre *Ascoidea rubescens* et *Dipodascus albidus* et souligné de même que le sac sporifère chez ces Champignons est originairement polyénergide, quant aux spores, elles possèdent des noyaux qui descendent d'un noyau double. A notre avis, on n'a pas mis

assez en relief cette particularité chez *Dipodascus albidus*.

Mais une question s'impose : que représente en réalité le sac sporifère appelé jusqu'à présent tantôt asque et tantôt sporange chez des Champignons comme *Dipodascus albidus* et *Ascoidea rubescens* ?

Nous prendrons pour base de ces considérations l'opinion de P.-A. Dangeard sur le sac sporifère du *Dipodascus albidus* : « ...il n'existe aucune différence sensible entre le sporogone du *Dipodascus* et celui de l'*Albugo candida* ; les relations sont plus étroites, au point de vue de la formation de l'œuf entre ces deux genres, qu'entre les diverses espèces d'*Albugo* ; dans ces conditions, le passage de Phycomycètes au *Dipodascus* se fait presque insensiblement et se trouve caractérisé par la germination immédiate de l'œuf en sporogone. D'un autre côté, il est bien difficile de ne pas reconnaître dans le sac sporifère du *Dipodascus* le prototype de l'asque des Ascomycètes, surtout lorsque nous aurons essayé de suivre pas à pas la marche même de l'évolution. » (34, page 42).

Cette idée très suggestive sur la dérivation de l'asque est non seulement probable, mais doit correspondre à la réalité. Elle apparaîtra comme telle, si l'on donne une interprétation plus conforme à des données positives.

L'hypothèse que l'asque est un œuf qui germe immédiatement en sporogone, envisagée au point de vue phylogénétique, va nous donner des résultats inattendus.

Supposons que *Dipodascus* soit un type intermédiaire entre les Phycomycètes et les Ascomycètes, ou que le *Dipodascus* soit le dernier Phycomycète et le premier Ascomycète comme le dit M. P.-A. Dangeard ; le sac sporifère de *Dipodascus* doit être un organe reproducteur qui représente une transition entre l'œuf des Phycomycètes (comme il est réalisé à peu près chez certains Pérosnoporées) et l'asque des Ascomycètes. Car il serait assez étonnant qu'un œuf pareil qui germe immédiatement en sporogone réalise aussitôt un asque typique.

En effet l'œuf chez les Phycomycètes les plus évolués est ordinairement un œuf composé qui se forme par fusion des gamétanges possédant de nombreux gamètes réduits à l'état d'énergides sexuelles. Aussi, on remarque chez ces Champignons une tendance à donner des gamètes privilégiés. Quand un œuf ainsi formé germe immédiatement en sporogone au lieu d'entrer en repos, on tombe dans le cas du *Dipodascus*. Dans ce cas là les gamètes inutilisés seront mêlés au noyau double ou aux descendants de ce noyau. Voilà un phénomène qu'on ne trouve jamais dans les asques typiques.

Nous pouvons dire maintenant qu'à notre avis le sac sporifère de *Dipodascus albidus* est un œuf qui germe immédiatement en sporogone, mais qui n'est pas devenu asque, parce qu'il possède encore les noyaux végétatifs (c'est-à-dire les gamètes inutilisés) ce qui atteste son origine primitive. D'autre part, on sait que chez ce Champignon les gamètes inutilisés déterminent la formation libre des spores dans le sac sporifère. Cette manière de délimitation des spores endogènes se retrouve dans les asques chez tous les autres Ascomycètes. Par conséquent le sac sporifère de *Dipodascus* n'est pas un vrai asque mais seulement un demi-asque (hémiasque) c'est-à-dire un asque (sporogone) qui est encore originairement polyénergide.

Ascoidea rubescens possède d'après nos propres recherches des hémiasques. C'est pour cela que nous avons proposé de réunir ces deux genres dans un même groupe.

Le groupe ainsi constitué est bien caractérisé par le fait même qu'il possède des hémiasques. Nous considérons ce groupe comme le prototype des Ascomycètes et nous le désignons par un vieux nom, dû à Brefeld : « *Hemiasci* ». Mais d'après nous il faut entendre sous le nom *Hemiasci* les Champignons possédant les hémiasques. Il n'est pas sans intérêt de reproduire ici ce que Guilliermond a écrit à propos des Endomycétées en 1909 (66 pag. 388) :

« Van Tieghem réunit les genres *Eremascus* et *Endo-*

myces dans la famille des Eremascacées qui comprend les genres *Protomyces*, *Ascoidea*, *Dipodascus*, *Olinea*, *Podocapsa* et les Levûres. Cette famille est caractérisée par la présence d'asques nus, sans périthèces, naissant isolément aux dépens d'un rameau du mycélium, souvent après une conjugaison isogamique ou hétérogamique.

Les résultats que nous avons obtenus apportent une justification de ces deux dernières classifications qui réunissent aux Levûres les genres *Eremascus* et *Endomyces*. Toutefois il semble qu'on doive retrancher de la famille des Eremascacées de Van Tieghem, les genres *Dipodascus*, *Ascoidea* et *Protomyces* qui se distinguent des genres *Eremascus*, *Endomyces* et des Levûres, par leurs asques qui, dès leur naissance, offrent une structure plurinucléée et qui aboutissent à la formation d'un nombre considérable et variable d'ascospores. »

On voit combien cet auteur a été près de la vérité, seulement il n'a pas tiré de conclusions décisives.

Nous sommes arrivé par une voie oblique à réunir les deux genres *Dipodascus* et *Ascoidea* sous un nom sous lequel ils ont été déjà réunis. Mais nos conceptions sur les *Hemiasci* sont sensiblement différentes de celles de Brefeld.

De pareilles tentatives ont été déjà faites. Nous mentionnons ici celle due à Büren (15) à propos des *Protomyces*. Cet auteur après avoir supposé qu'une fusion de noyaux se produit dans les chlamydospores chez les Protomycetées interprète la notion de « *synascus* » et ajoute la conclusion suivante : « Am nächsten würde *Protomyces* der Gattung *Dipodascus* stehen; mit dieser würden die Protomycetaceen eine besondere Gruppe der Protascineen bilden. Auf diese Weise käme, freilich mit ganz anderer Begründung, wieder ein Teil der Brefeld'schen *Hemiasci* in eine Gruppe zusammen. »

On peut opposer à cette manière de voir les faits suivants .

1. La supposition d'une fusion à l'intérieur de la chlamydospore est restée jusqu'à présent une simple hypothèse.
2. Si l'on admet avec Büren que la fusion des noyaux s'opère dans la chlamydospore et que la réduction est retardée et que par conséquent la validité de la notion « *synascus* » existe, il est difficile de réunir ces Champignons avec *Dipodascus* étant donné que ce « *synascus* » est complètement isolé parmi les Champignons comme l'a déjà remarqué à juste titre Gäumann.
3. Nous avons montré qu'une analogie entre *Dipodascus* et *Ascoidea* est beaucoup plus évidente.

Quoi qu'il en soit, à notre avis des recherches plus complètes sur *Protomyces* s'imposent si l'on veut obtenir une solution définitive.

Comme nous l'avons déjà exposé, la dénomination d'*Hemiasci* a été employée plusieurs fois par divers auteurs pour désigner certains groupes de Champignons depuis l'époque où elle fut créée par Brefeld. Pourtant on n'a pas précisé qu'il faut comprendre sous ce nom les Champignons qui possèdent des hémiasques, de même qu'on n'a pas non plus suffisamment tiré au clair la notion d'hémiasque. Ce manque de précision on le sent instinctivement à la lecture des travaux concernant les *Hemiasci*, parce qu'on appelle le sac sporifère de ces Champignons tantôt sporange, tantôt asque. Nous croyons avoir démontré que l'hémiasque est un organe reproducteur bien défini au même titre que l'asque et la baside.

En résumé, nous pouvons dire : Comme les Basidiomycètes possèdent les basides, les Ascomycètes les asques, ainsi les *Hemiasci* ont les hémiasques comme forme principale de la reproduction.

Relations entre *Hemiasci* et Ascomycètes. -- Dans cette partie, nous allons nous occuper des liens qui unissent les *Hemiasci* aux Ascomycètes.

Les relations qui existent entre *Dipodascus* et les *Ascomycètes* inférieurs sont notoirement admises, surtout entre *Dipodascus* d'un côté et *Eremascus* et les *Endomycetaceae* d'autre part. Aussi on n'a pas omis de remarquer que les spores d'*Ascoidea rubescens* ressemblent à celles de certains *Endomycetaceae* et *Saccharomycetaceae*. Ces relations ont paru si naturelles et étroites qu'on n'a pas senti la nécessité de délimiter *Dipodascus* par rapport aux autres *Ascomycètes*. On a regardé le sac sporifère de ce Champignon, comme une sorte d'asque et par conséquent il a paru tout à fait naturel de considérer *Dipodascus* comme un vrai *Ascomycète*.

Atkinson a bien remarqué la position spéciale de *Dipodascus* qui possède d'après lui un « *generalized ascus* ». A partir de ce Champignon, il fait dériver les autres *Ascomycètes* inférieurs. Voilà ce qu'il dit : « In this way by reduction in number of spores to 8 and 4, just permitting the meiotic nuclear divisions, forms like *Eremascus* and *Endomyces* have arisen. Further reduction of one of the gametes, or of the vegetative stages, would result in apogamous forms of *Endomyces*, the *Exoasceae*, the *Saccharomycetes*, or yeasts, etc. By reduction and loss of one of the gametes without reduction in size of the generalized « *ascus* », such forms as *Ascoidea*, *Protomyces*, *Taphridium*, etc., may have arisen (2, pag. 319-320) ».

P.-A. Dangeard qui voit dans *Dipodascus albus* le prototype des *Ascomycètes* considérait *Eremascus albus*, comme l'espèce la plus proche de ce Champignon et comme possédant déjà un asque typique. Il supposait que les articles de cet *Eremascus* sont polyénergides comme les gamétanges eux aussi et il déclarait : « Nous avons lieu de croire, d'après ce qui existe chez le *Dipodascus*, que les deux noyaux privilégiés se rencontrent et s'unissent dans le canal de communication ; si les autres restent dans les gamétanges, l'œuf acquiert une individualité qu'il ne possède pas dans le *Dipodascus* » (34, pag. 44).

Si les recherches ultérieures confirment cette hypothèse, en ce qui concerne *Eremascus albus* nous aurons une explication plausible de l'évolution des hémiasques en asques. En réalité pour montrer comment les *Hemiasci* sont devenus les véritables Ascomycètes il faut indiquer le mode de disparition des noyaux végétatifs des hémiasques. Autrement dit il faut montrer comment il se fait que les hémiasques ne sont plus polyénergides à l'origine.

Chez *Eremascus fertilis* et chez plusieurs espèces d'*Endomycetaceae* on trouve que les cellules végétatives dont se compose le mycélium ont tendance à devenir uninucléés. La cellule apicale est polyénergide. Elle se cloisonne progressivement et fournit finalement les articles uninucléés. Cette tendance vers une forme mononucléée est susceptible de suggérer la possibilité d'un autre mode de transformation des *Hemiasci* en Ascomycètes. Etant donné que les articles sont devenus uninucléés il doit en être de même des rameaux copulateurs. Par conséquent à l'origine, les asques ne possèdent que deux noyaux qui se fusionnent plus tard en donnant le noyau double qui fournit les noyaux des ascospores par des divisions successives.

Dernièrement A. Guilliermond (75, pag. 613-615) a proposé comme intermédiaire entre la reproduction sexuelle du *Dipodascus* et celle des *Endomycetaceae* la reproduction de l'*Endomyces Magnusii*. Cette suggestion nous paraît acceptable. Toutefois, nous refusons de considérer les rameaux copulateurs de ce Champignon comme des gamètes. Ce sont plutôt des gamétanges qui ont tendance à ne renfermer qu'un seul gamète comme on le trouve chez certains autres *Endomycetaceae* et comme c'est le cas pour le rameau mâle de ce Champignon. Il faut se rendre compte que les *Endomycetaceae* n'ont pas de gamètes individualisés parce qu'ils sont réduits ici à l'état d'énergides sexuelles. Le fait qu'on trouve seulement un noyau par gamétange ne peut rien

y changer, ainsi que le fait que ces gamétanges deviennent plus tard morphologiquement plus ou moins indistincts. Cette évolution régressive peut se poursuivre jusqu'à disparition complète des gamétanges. Dans ce cas là, un article quelconque du mycélium peut se transformer directement en un sac sporifère qui peut être considéré comme un asque rétrogradé. C'est ce qu'on trouve souvent chez les *Endomycetaceae*.

Le cas de l'*Endomyces Magnusii* est précisément le meilleur argument en faveur de notre interprétation parce que ce Champignon nous suggère la façon selon laquelle s'est effectué le passage des gamétanges ordinaires comme on les trouve chez les *Hemiasci*, à ceux renfermant un seul gamète.

On voit bien alors l'abîme qui sépare les *Hemiasci* des véritables Ascomycètes. Bien que franchissable, cet abîme n'en existe pas moins. On ne s'est pas douté de la distance qui sépare le *Dipodascus* de *Eremascus* et des *Endomycetaceae*. Chaque fois qu'on a voulu démontrer les liens qui unissent ces Champignons, on a été obligé de recourir à des hypothèses plus ou moins vagues, plus ou moins acceptables. Nous avons été obligé, nous aussi, de nous servir d'hypothèses. Pourtant ces relations sont si naturelles et étroites qu'on n'a jamais omis de les mentionner (Atkinson, P.-A. Dangeard, Gäumann, Gwynne-Vaughan, etc.). Mais il est juste de dire que Vuillemin ne considère pas le *Dipodascus* comme un vrai Ascomycète; devant la structure cytologique de son sac sporifère, il se trouve dans un grand embarras. Voilà ce qu'il dit à ce propos (135; pag. 333) : « Juel conclut que le *Dipodascus* n'a peut-être qu'une parenté très lointaine avec les Ascomycètes comme avec les Phycomycètes. Par rapport aux premiers, il paraît occuper un rang bien inférieur dans la série phylogénétique. C'est aussi notre avis. Loin d'y voir le trait d'union entre les Péronosporées et les Ascomycètes connus, nous n'y verrons qu'un type aberrant, actuellement inclassable.

Nous nous demanderons seulement si le sporocyste n'y résulte pas d'une modification secondaire de l'asque, de même que, chez les Ustilaginées, les conidiophores se substituent à la baside ».

Conformément à ce qui précède, nous ne pensons pas être obligé de tenir compte de cette opinion.

Nous soulignons que, chez Ascomycètes, les spores se forment par délimitation libre du plasma autour des noyaux comme chez les *Hemiasci* et non par clivage du plasma ainsi que cela se passe dans les sporanges. Mais les embryons des spores chez les *Hemiasci* sont si petits qu'on ne peut pas constater avec netteté si les centrosomes jouent le même rôle que chez les Ascomycètes supérieurs. Cependant nous avons de fortes raisons de croire que le rôle des centrosomes pendant la formation des embryons des ascospores n'est ni essentiel ni caractéristique. En outre, on y trouve de l'épiplasme, c'est-à-dire du plasma inutilisé pendant la formation des spores. L'épiplasme peut être absorbé presque complètement chez certains Ascomycètes. Ce mode de formation des ascospores « *free-cell-formation* » (Harper) n'a aucune explication raisonnable si on ne la considère comme un procédé légué par les *Hemiasci* aux Ascomycètes. Ce procédé de formation des spores qui a son origine chez les *Hemiasci*, où il est déterminé par la présence de deux séries de noyaux dans les hémiasques, persiste encore quand l'hémiasque est devenu un asque vrai. Aussi nous avons montré qu'on peut appliquer à l'hémiasque ce que P.-A. Dangeard a établi pour l'asque, c'est-à-dire que c'est un sporogone. Nous pouvons le dire d'autant plus facilement que ce savant a considéré *Dipodascus albidus* comme un véritable Ascomycète. A notre avis ce sont là les meilleures preuves à l'appui d'une théorie de la filiation des Ascomycètes à partir des *Hemiasci*.

Mais ce n'est pas tout. Le rapprochement que nous avons fait entre *Dipodascus* et *Ascoidea*, est susceptible d'ouvrir des perspectives nouvelles auxquelles ne manque

pas un certain intérêt si l'on tient compte des espèces trouvées par Holtermann : *Ascoidea saprolegnioides*, *Oscarbrefeldia pellucida* et *Conidiascus paradoxus*. Nous regrettons vivement qu'on en connaisse si peu sur la cytologie du développement de ces Champignons. Cependant voici notre opinion.

Chez *Oscarbrefeldia pellucida* non seulement les cellules terminales, mais les cellules végétatives peuvent se transformer en sporogone. De plus, d'après Holtermann, les spores sont entourées d'épiplasma et leur nombre est variable (1-70). La présence de l'épiplasma laisse supposer une fusion nucléaire comme point de départ de la formation des noyaux des futures spores. Les cellules végétatives qui vont se transformer en sac sporifère sont-elles polyénergides ou non ? C'est là la question la plus importante. Dans le premier cas, on peut supposer une filiation directe à partir de *Dipodascus* par simple suppression des gamétanges. Il n'y a plus fusion entre cellules contiguës et chaque cellule végétative peut se transformer en un hémiasque dès qu'il y a fusion de deux noyaux.

Au contraire, si les sacs sporifères possèdent seulement deux noyaux, ce qui nous semble moins probable, *Oscarbrefeldia* ne serait qu'un type dérivé des *Hemiasci*, et assurant sans intermédiaire la liaison avec les Exoascinées. Quoi qu'il en soit, on peut se rendre compte de la grande importance qu'il y aurait à connaître l'évolution nucléaire de cette espèce.

Dans le cas où la formation des hémiasques est limitée principalement aux cellules terminales, la quantité des cellules reproductrices est réduite. On comprend alors facilement la formation successive des hémiasques. C'est ainsi que se réalise le type *Ascoidea* qui lui aussi est un type dérivé de *Dipodascus* par la suppression d'un seul gamétange. Une cellule quelconque de mycélium peut produire par croissance latérale un hémiasque de telle manière qu'il est sessile. Dans son jeune stade, il a tout à fait l'appar-

rence d'un gamétange comme on en trouve chez *Dipodascus*. Il se délimite par rapport au filament de mycélium par une cloison transversale et continue sa transformation en hémiasque. Quant à l'autre gamétange, on ne le retrouve plus, ce qui n'exclut pas la possibilité théorique d'une production par la cellule voisine d'un nouveau gamétange se transformant également en hémiasque. Ces gamétanges n'entrent jamais en communication. On trouve le même fait quand on constate dans une série d'hémiasques, se formant successivement, que l'un d'entre eux se forme latéralement au lieu de prendre la même direction que les autres (figure 1, Planche III).

A cette occasion nous voulons rectifier une erreur qui se transmet d'un ouvrage à l'autre dans la littérature récente. On y trouve indiqué que le sac sporifère de *Dipodascus albidus* peut se former aussi aux dépens d'un seul gamétange. Voici des exemples. Gäumann (64, pag. 136) pense que : « Ausnahmsweise kann sich diese Entwicklung auch parthenogenetisch vollziehen, indem sich die Gametangien ohne Verschmelzung zu Asci entwickeln ». On trouve la même chose dans un livre de Kniep, paru il y a trois ans (96, pag. 352) : « Asci können auch partheno- oder ephebogenetisch entstehen, d. h. aus ♀ oder ♂ Gametangien die nicht kopulieren (Lagerheim 1892, Juel 1902, 1921) ». Nous avons examiné avec grande attention le travail de Lagerheim comme aussi ceux de Juel, mais nous n'avons trouvé nulle part dans le texte un passage qui justifierait une pareille assertion. Lagerheim surtout est très décisif à cet égard (97, page 553) : « Die Sporenschläuche entstehen ausnahmslos durch Fusion von zwei Zellen, ähnlich den Zygosporien gewisser Mucorineen; von dieser Regel wurde keine einzige Ausnahme gefunden, obgleich sehr zahlreiche Culturen sorgfältig durchmustert wurden ». — Il a constaté de même que les gamétanges dégénèrent toujours quand ils n'entrent pas en copulation pour une raison quelconque.

Pourtant il faut reconnaître que certaines figures qu'on trouve dans les travaux de Juel et que nous donnons comme la figure 7 de notre texte sont capables de suggérer une pareille interprétation, si l'on ne tient pas suffisamment compte du texte correspondant. En réalité, les asques qui sont représentées par ces figures sont formés à la suite d'une fusion entre deux gamétanges comme tous les autres

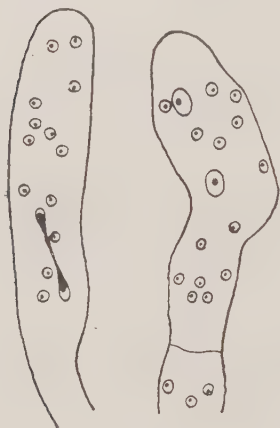


Fig. 7. — *Dipodascus albidus* (d'après Juel). Un des deux rameaux copulateurs est coupé de telle façon qu'on peut croire que le sac sporifère se forme aux dépens d'un seul gamétange comme c'est le cas chez *Ascoidea rubescens*.

chez cette espèce. Mais ici on voit seulement un rameau copulateur, l'autre est coupé par le microtome et il ne se trouve pas dans la coupe observée. C'est avec regret que nous avons dû rectifier cette erreur, car s'il en était autrement, on pourrait dire que la dérivation de l'*Ascoidea* à partir du *Dipodascus* serait un fait à peu près indiscutable.

Il est hors de doute que l'évolution des noyaux chez *Ascoidea saprolegnioides* est la même que chez *Ascoidea rubescens* étant donné que la seule différence entre ces deux espèces réside dans la forme des spores et que le développement morphologique de l'*Ascoidea saprolegnioides* est semblable à celui

de l'*Ascoidea rubescens*. C'est pour cela que nous croyons être autorisé à supposer qu'au point de vue de l'évolution nucléaire, le premier Champignon se comporte comme le second. Par conséquent il peut trouver place dans le groupe des *Hemiasci* à côté de l'*Ascoidea rubescens*.

Quant au *Conidiascus paradoxus*, les données fournies par Holtermann à son sujet sont notoirement insuffisantes. De plus elles nous paraissent être contradictoires. Il mentionne que les spores sont entourées par l'épipleme.

C'est douteux d'après les figures 11 et 12, planche III, de son œuvre intitulée : « *Mykologische Untersuchungen aus den Tropen* » (89).

D'autre part, si le nombre de noyaux est réduit dans les articles ou au moins dans les articles qui vont fournir les ascospores, et devient plus ou moins constant chez les espèces hypothétiques semblables à *Oscarbrefeldia*, on obtient des formes qui peuvent être saprophytes comme *Ascocortitium* ou parasites comme les Exoascinées. Si l'on envisage sous cet angle la filiation de ces deux derniers groupes, on comprend pourquoi on ne trouve chez eux aucun vestige d'organes sexuels et pourquoi les asques se forment immédiatement aux dépens des cellules végétatives. La cellule de base, qui existe chez certains Exoascinées nous apparaît comme une acquisition secondaire.

D'après les travaux de M^{lle} P. Eftimiu (47) la formation des embryons des ascospores chez Exoascinées ressemble plutôt à celle des *Hemiasci* qu'à celle des Ascomycètes supérieurs. Cela semble indiquer que nous étions en bonne voie quand nous avons essayé de faire dériver les Exoascinées à partir des *Hemiasci*. Finalement nous pouvons conclure que la signification du sac sporifère et le mode de la formation des spores endogènes chez les *Hemiasci* et les Ascomycètes sont des faits de la plus haute importance indiquant qu'il faut faire dériver les Ascomycètes des *Hemiasci*.

Relations entre *Hemiasci* et Phycomycètes. — Nous avons donné une définition précise des *Hemiasci* et indiqué que nous considérons ce groupe comme le prototype des Ascomycètes. Ce qui nous intéresse ici c'est de trouver leur origine. Nous n'avons pas la prétention de résoudre cette question d'une manière définitive parce que nous ne connaissons pas ce que nous réserve l'avenir. Une découverte heureuse peut changer encore nos opinions. Mais nous allons montrer les perspectives qui apparaissent

si l'on se place à notre point de vue tel que nous l'avons développé jusqu'à présent. Nous tâcherons une fois de plus de définir cette question. C'est tout ce qu'on peut faire pour le moment. On verra dans la suite que chaque fois qu'on serre de plus près la question de la dérivation des *Hemiasci* on en est réduit aux hypothèses et que la solution échappe.

Cependant il y a de fortes raisons pour que les *Hemiasci* aient leur origine parmi les Phycomycètes ; nous les avons déjà données. Reste à savoir s'il faut chercher cette origine parmi les Zygomycètes ou parmi les Oomycètes.

Gäumann a récemment soutenu avec beaucoup de talent, l'idée qu'il faut chercher l'origine des Ascomycètes parmi les Zygomycètes du type *Endogone*. Il n'oublie pas de citer un travail de F. Wettstein (141) qui insiste sur le fait que les Oomycètes possèdent des membranes cellulosiques tandis que les membranes chez les Zygomycètes sont en chitine identique à celle des Ascomycètes et des Basidiomycètes. Remarquons encore qu'on a considéré les espèces *Endogone* comme appartenant aux Ascomycètes. Guilliermond a écrit à propos de ces Champignons (68, pag. 461) : « Récemment, Bucholtz (1) a observé dans une autre Hémiascée, l'*Endogone lactiflua*, une reproduction sexuelle assez analogue. Les deux gamétanges sont des renflements formés à l'extrémité de certains hyphes. L'un, un peu plus gros, représente le gamétange mâle. Les deux gamétanges renferment de nombreux noyaux situés dans leur région périphérique. L'un de ces noyaux augmente de volume et devient le noyau reproducteur. Les noyaux émigrent tous à la base de chaque gamétange à l'exception du noyau reproducteur. Une cloison transversale sépare à l'extrémité du gamétange mâle, une anthéridie, et à l'extrémité du gamétange femelle, une oosphère. Les deux gamètes ainsi délimités s'anastomosent par un canal de copulation,

1. L'auteur considère cette espèce comme appartenant aux Phycomycètes.

puis tout le contenu du gamète mâle passe dans l'oosphère. Les deux noyaux sexuels émigrent alors dans une évagination de l'oosphère dans laquelle ils se fusionnent. C'est aux dépens de cette évagination que se développe l'asque. L'*Endogone Ludwigii* présenterait, d'après Bucholtz, les mêmes phénomènes. »

Dangeard de son côté en est venu à considérer les Oomycètes comme les ancêtres des Ascomycètes. Il les fait dériver d'un groupe hypothétique voisin du *Myzocyttium vermicolum* qui possède en même temps gamétanges et sporanges. Cela doit expliquer les analogies qui existent entre le *Dipodascus albidus* et les Péronosporées. Nous sommes d'accord avec lui pour penser qu'il faut chercher l'origine de *Dipodascus* parmi les Champignons voisins du *Myzocyttium*, à la condition qu'on suppose que ces Champignons ont subi une évolution analogue à celle des Péronosporées.

Chez les Péronosporées on remarque nettement une tendance à donner des gamètes privilégiés comme on en trouve chez les *Hemiasci*. Par contre, chez *Endogone*, on trouve une tendance vers les gamétanges à un noyau. D'après Atkinson chez *Endogona pisiformis* Lk. (*E. sphagnophila* Atk.) tous les noyaux après la fusion des gamétanges entrent en copulation, tandis que l'*Endogone lactiflua* Berk possède seulement un noyau par gamétange. Les autres noyaux reculent avant la formation de la cloison de base, ou dégénèrent sur place. Par conséquent, si l'on considère avec Gäumann les *Endogone* comme étant la souche des Ascomycètes on ne peut pas expliquer la présence chez les *Hemiasci* des deux séries de noyaux qui entraînent la formation libre des spores. Pour cela il faut supposer que :

1. Les gamétanges sont polyénergides.
2. La tendance vers les gamètes privilégiés existe.
3. Dans l'œuf qui germe immédiatement en sporogone les gamètes inutilisés ne disparaissent pas de bonne heure.

Si les gamétanges polyénergides chez un type comme *Peronospora parasitica* se fusionnent avant la différenciation complète de l'oosphère et forment un œuf qui germe immédiatement en un sporange, les trois conditions nécessaires pour la réalisation du type *Dipodascus* sont remplies. Mais ce n'est pas le cas pour l'espèce mentionnée parce que la structure de l'oosphère est déjà trop évoluée. C'est pour cela qu'il n'est point nécessaire de faire dériver les *Hemiasci* à partir des Péronosporées, mais il faut chercher leur origine à un niveau plus primitif. Pourtant les travaux sur l'évolution nucléaire chez les Péronosporées ont le grand mérite de nous montrer la marche d'une évolution très intéressante qui est en mesure d'expliquer la structure de l'hémiasque.

On a voulu dernièrement voir dans *Spermophthora gossypii* un Champignon qui représente une sorte de transition entre les Siphomycètes et les Ascomycètes. Ce Champignon a été décrit par Ashby et Nowell (1) et étudié ensuite au point de vue cytologique par Guilliermond. Les résultats obtenus par cet auteur nous paraissent extrêmement curieux et intéressants.

D'après lui : « ... ce Champignon doit être incontestablement placé parmi les Ascomycètes. On peut donc le considérer comme une forme archaïque intermédiaire entre les Siphomycètes et les Ascomycètes » (75, page. 414). Mais d'après les faits fournis par cet excellent cytologiste et concernant le développement de *Spermophthora gossypii* nous ne voyons pas la possibilité d'assimiler pour le moment ce Champignon aux Ascomycètes (1).

4. *A priori* il n'existe pas de difficultés théoriques insurmontables pour faire dériver les *Hemiasci* (dans le sens où nous les prenons) à partir d'un groupe hypothétique de Champignons voisins de *Spermophthora gossypii*. Mais pour préciser les choses il nous faudrait résoudre par une étude nouvelle certains points du développement de ce Champignon que nous trouvons obscurs. En effet, nous n'avons pas eu l'occasion d'étudier nous même *Spermophthora gossypii*. Toutefois, il faut reconnaître le grand mérite de

Enfin nous pouvons dire qu'il existe beaucoup d'indications invitant à chercher l'origine d'*Hemiasci* parmi les Phycomycètes mais dans l'état actuel des choses il nous semble difficile de donner la préférence à l'un des groupes de Phycomycètes.

La filiation des Ascomycètes. — Nous avons montré les difficultés qu'on rencontre, quand on essaye de rattacher l'*Hemiasci* aux Phycomycètes d'une part et d'autre part aux Ascomycètes. Mais on a pu s'apercevoir que ces difficultés consistent principalement dans le fait que pour le moment nous ne connaissons pas assez de formes intermédiaires. Pourtant ces difficultés ne sont pas insurmontables. L'idée qu'il faut faire dériver les Ascomycètes à partir des *Hemiasci*, dont on doit chercher l'origine parmi les Phycomycètes, est la conséquence logique de tout ce que nous savons aujourd'hui sur les Champignons. Nous croyons avoir assez insisté sur ce point là dans les pages précédentes. Mais on peut se demander s'il faut faire dériver tous les Ascomycètes à partir des *Hemiasci* et s'il n'y a pas lieu d'admettre une autre origine au moins pour une partie de ces Champignons. Autrement dit, on peut se demander si les Ascomycètes sont monophylétiques ou polyphylétiques ? C'est pour cela que nous ne pouvons pas terminer ces considérations théoriques sans dire quelques mots sur la filiation des Ascomycètes en général, quoique nous n'ayons rien de nouveau à ajouter aux faits qui sont déjà connus. Il nous suffit de les récapituler brièvement pour prendre ensuite position.

On a cherché l'origine des Ascomycètes un peu partout. Nous pourrions énumérer un grand nombre d'hypothèses différentes qui, à notre avis, ont seulement un intérêt historique. Pour être bref, nous indiquerons avec Gäu-

M. A. Guilliermond, qui a attiré l'attention par ses travaux sur cet intéressant Champignon, bien que nous ne puissions pas accepter toutes les interprétations que cet auteur a formulées à propos de ce Champignon.

mann trois hypothèses principales. Voilà ce qu'il dit à ce propos (64, pag. 370): « Lehnt man aber, wie es hier geschah, die Ableitung der Laboulbeniales und der Pezizales von den Florideen, wie sie ursprünglich in den 70-er Jahren von Sachs vorgeschlagen und in neuerer Zeit von Vuillemin (1912), Dodge (1914) und Fink (1915) ausgebaut worden ist, ab, so bleiben als Wurzeln der Ascomyceten nur noch zwei Ordnungen übrig, die Oomyceten (de Barysche Schule) und Zygomyceten (Brefeldsche Schule) ». Nous sommes d'accord avec lui pour écarter la prétendue filiation à partir des Floridées. Dans la suite on en verra les raisons.

On a longtemps invoqué comme preuve de l'origine floridéenne des Ascomycètes, le mode de reproduction de certaines espèces qui vivent en symbiose avec les algues et forment les lichens. Dans un récent mémoire M. et M^{me} F. Moreau se sont occupés à fond de cette question et sont arrivés à cette conclusion (110, pag. 64): « Ni les termes de cette histoire, communs à tous les Champignons supérieurs, ni aucune des structures rencontrées au cours de cette étude des Champignons des Lichens, n'indiquent des affinités floridéennes. Les Floridées cessent d'être une souche possible pour les Champignons qu'on avait cru pouvoir en rapprocher et nous sommes conduits à conclure en faveur du Monophylétisme des Champignons supérieurs ».

De son côté F. G. Atkinson a réfuté la possibilité d'une origine floridéenne pour les Ascomycètes, idée qui a connu depuis Sachs une fortune étonnante. Cela nous dispense ici de passer en revue toutes les opinions formulées par les différents partisans de Sachs, et si nous attachons une importance aux travaux d'Harper ce sera simplement pour montrer que les données fournies par cet excellent histologiste, envisagées sous un autre angle, sont capables dans une certaine mesure de fournir la preuve de l'homogénéité de la classe de Ascomycètes. Harper dans une série de travaux a montré qu'il existe une profonde diffé-

rence entre les modes de formation des spores dans les sporanges et des ascospores dans les asques.

Le processus qui préside à la formation des premières est caractérisé par le « *cleavage* » du plasma, tandis que les ascospores se forment par « *free-cell-formation* ». On se contente de ces constatations, qui, d'ailleurs sont aujourd'hui généralement admises. Pourtant nous ne voyons aucune raison *a priori* pour que les ascospores ne se forment pas dans les asques de la même façon que les spores dans les sporanges.

Il est vrai qu'on a tenté d'opposer dans les asques deux espèces de protoplasma l'une à l'autre. Ce sont :

1. Le plasma sporogène.
2. L'épiplasma ou plasma nourricier.

S'il en était ainsi, on comprendrait peut-être la raison de la délimitation des ascospores à la manière de Harper. Reste à savoir si on peut vraiment admettre la coexistence de deux plasmas différents dans les asques. Il y a déjà plus d'un quart de siècle que Guilliermond a écrit à propos de *Aleuria cerea* (65, pag. 58-59) : « L'épiplasma provient donc non seulement du cytoplasme alyéolaire des deux pôles des cellules mères des asques, mais aussi d'une partie du plasma sporogène, et, comme nous l'avons constaté déjà dans l'*A. marginatus*, il n'y a pas de distinction très tranchée entre le plasma sporogène et l'épiplasma ou plasma nourricier ». Sur ce point nous sommes d'accord avec cet auteur. On peut d'ailleurs facilement vérifier ce fait, et nous avons eu l'occasion de le faire à maintes reprises pendant nos recherches sur les Ascomycètes. L'épiplasma n'est pas un plasma spécial, mais simplement la cytoplasma de l'asque, qui est resté en dehors des ascospores et qui peut être plus ou moins absorbé par eux pendant leur développement définitif.

On peut alors conclure que les recherches effectuées sur les Ascomycètes supérieurs ne projettent aucune lumière sur cette question. Le cas exceptionnel de certains Asco-

mycètes dont tous les noyaux dans l'asque (*Erysiphaceae*) ne donnent pas naissance à des ascospores ne peuvent rien y changer. Autrement dit, le problème envisagé au point de vue ontogénétique reste inexplicable, par contre envisagé au point de vue phylogénétique il nous paraît tout à fait naturel, comme nous l'avons déjà vu, et prend une grande importance comme l'a déjà montré Gäumann.

En effet, peu importe si les centrosomes jouent un rôle (formation des radiations astériennes chez les Ascomycètes supérieurs) pendant la délimitation des spores ou non (*Hemiasci*, *Exoasci*) ; ce procédé est, dans son essence, toujours le même. Il se forme d'abord un embryon de spore autour de chaque noyau au milieu du cytoplasme. Ces spores embryonnaires augmentent progressivement de volume et finalement sont recouvertes par une membrane. Pour les *Hemiasci* il est clair que la présence de deux séries de noyaux dans les hémiasques détermine ce phénomène, tandis que chez les Ascomycètes ce n'est plus la même chose. On peut bien concevoir que les ascospores se forment par le clivage du plasma comme les spores dans les sporanges. Pourtant ce n'est pas le cas. Il est évident que les *Hemiasci* évoluant en Ascomycètes ont légué à ces derniers ce procédé de formation des spores. Il persiste encore quand les conditions sont changées et on le trouve chez tous les Ascomycètes. Nous voyons dans la formation libre des ascospores le cachet de parenté qui nous atteste l'homogénéité de la classe des Ascomycètes qui a son origine parmi les *Hemiasci*.

Voilà pourquoi nous avons été si bref quand nous avons réfuté l'idée émise pour la première fois par Sachs, que les Floridées sont les ancêtres des Ascomycètes.

Un exemple classique qui devait soutenir l'idée de Sachs est celui des Laboubéniacées. Or Faull a trouvé chez *Laboulbenia gyridarum* Thaxt. et *Laboulbenia chaetophora* Thaxt. que les ascospores se forment comme chez tous les autres Ascomycètes. Cela suffit pour réfuter cette opinion courante.

Gäumann a exprimé cette même idée en ces termes (64, pag. 368) : « Es scheint undenkbar zu sein, dass so hoch spezialisierte Organe, die bezüglich der freien Zellbildung ihrer Tochterzellen (Ascosporen) auf so besonderen stammesgeschichtlichen Bedingungen beruhen (coenocytische Gametangien, Privilegierung von Sexualkernen) nun plötzlich in genau gleicher Weise auf dem kurzen Wege von den Florideen zu den Laboulbeniales entstanden sein könnten ». Nous considérons comme notre devoir d'indiquer que tout ce que nous avons dit sur la signification de la formation libre des ascospores se trouve implicitement dit dans le passage cité. Pourtant cette récapitulation a été nécessaire étant donné que nous avons remis en honneur les *Hemiasci*, et que d'autre part nos idées sur la filiation des Ascomycètes diffèrent dans certains points de celle de Gäumann. P.-A. Dangeard a remarqué déjà en 1903 à propos de *Dipodascus albidus* que (32, pag. 151) : « ...l'épiplasme lui-même n'est peut-être ici que le reste des gamètes sacrifiés ». Voilà précisément le fait que nous avons trouvé, nous aussi, chez *Ascoidea rubescens*. Après notre interprétation des *Hemiasci*, il est devenu clair qu'il existe un groupe entier où l'on voit à quel endroit on doit chercher l'origine et la cause de la formation libre des ascospores. Evidemment Harper n'a pu connaître ces faits. Pourtant nous sommes d'accord avec lui pour dire que (82, pag. 519) : « ...the free cell-formation in the ascus seems as yet entirely unique, and its occurrence in widely separated forms of the Ascomycetes is justification for considering it as perhaps the most important and specific feature by which to distinguish the ascus from other spore-producing cells ». C'est pour cela que nous avons pu tourner à notre profit son opinion sur la signification de : « *free cell-formation* » et sur la phylogénie des Ascomycètes. C'est ainsi que nous sommes tombé d'accord avec Gäumann sur la signification de « *free cell-formation* ».

Nous croyons avoir réussi à montrer que tous les Asco-

mycètes sont des formes qui en dernier lieu descendent des *Hemiasci*, quoiqu'on ne trouve pas toujours toutes les transitions voulues. Qu'on nous permette la constatation suivante : Après nos recherches sur *Ascoidea rubescens* et après notre interprétation des *Hemiasci* il serait difficile de considérer *Dipodascus albidus* comme : « un type aberrant actuellement inclassable ». Il n'y a pas lieu non plus de se demander : « si le sporocyste n'y résulte pas d'une modification secondaire de l'asque » comme l'a fait Vuillemin. Killian semble être aussi du même avis quand il dit (94, pag. 190) : « La distance séparant ainsi les *Ascomycètes* inférieurs des *Ascomycètes* supérieurs serait considérable, s'il n'y avait pas lieu d'admettre qu'il s'agit chez le *Dipodascus* d'une modification secondaire ». Nous avons déjà montré dans ces considérations théoriques qu'on peut faire dériver les asques des hémiasques. Une explication rationnelle de ce dernier organe reproducteur ne peut nous être fournie que par les *Phycomycètes*. Nous soulignons que personne à notre connaissance n'a réclamé jusqu'à présent une origine floridéenne pour *Dipodascus albidus* ou *Ascoidea rubescens* ce qui serait naturel si l'on veut faire descendre à tout prix les *Ascomycètes* des *Floridées*.

* * *

Nous sommes arrivé au terme de nos considérations théoriques. On peut dégager maintenant la conclusion suivante. Tous les *Ascomycètes* dérivent des *Hemiasci* ; il faut chercher l'origine de ce groupe parmi les *Phycomycètes*. Telles sont les idées phylogénétiques qui se dégagent du rapprochement que nous avons fait entre *Dipodascus albidus* et *Ascoidea rubescens*. Nous espérons que des recherches ultérieures confirmeront ces idées.

* * *

Si les résultats formulés dans notre conclusion ne sont pas entièrement nouveaux à première vue, nous croyons cependant avoir apporté par nos recherches et en particulier par notre interprétation des *Hemiasci* un peu plus de clarté et de précision dans les problèmes qui ont été traités ici.

DEUXIÈME PARTIE

ASCOMYCÈTES

(ÉTUDE DES ESPÈCES)

I. *Ceratostomella piceae* Münch (= *C. pilifera* (Fr.) Wint. *pro parte*.)

Considérations historiques. — *Ceratostomella piceae* Münch intéresse aussi bien la mycologie pure que la pathologie végétale parce que c'est un de ces Champignons qui provoquent le phénomène connu sous le nom de pourriture bleue.

On a longtemps considéré *Ceratostomella pilifera* comme le seul Champignon déterminant ce phénomène. Mais Winter attribuait quatre formes différentes à ce Champignon (*Pinastri* Nees, *dryna* Pers., *capillata* Fuckel, *tenuissima* Fuckel). On peut trouver des indications intéressantes sur cette espèce dans n'importe quel manuel de pathologie végétale. Mais nous nous bornerons à citer ici à ce propos E. Marchal (105, page 127). D'après lui : « Ce champignon n'est pas un ennemi des arbres sur pied, mais il occasionne une maladie très particulière des bois résineux abattus : la *pourriture bleue*. Cet accident atteint l'aubier qui se colore en bleu sans subir d'altération manifeste. Les larves de certains insectes et notamment celles du *Xyloterus lineatus* sont les propagateurs ordinaires des germes du *Ceratostomella* ». La pourriture bleue est un phénomène assez fréquent ; malgré cela la structure de *Ceratostomella pilifera* a été peu connue. Lotsy indique

en 1907, que (103, pages 522-523) : « Trotzdem der Pilz recht häufig ist, hat doch erst Winter die Asci und Ascosporen gesehen und auch dieser nur ein einziges Mal. Die Asci verschleimen sehr bald. Die Keimung der Sporen ist noch unbekannt ».

A peu près en même temps on s'est aperçu de l'existence de plusieurs espèces de Champignons déterminant la pourriture bleue. Hedgcock en Amérique examina ces Champignons. En Europe en 1907 il parut un travail dû à E. Münch sur les Champignons qui provoquent la pourriture bleue chez les conifères. Nous pouvons résumer ainsi les résultats de ce travail.

Il existe plusieurs espèces de *Ceratostomella* très voisines entre elles qui peuvent déterminer ce phénomène. Les observations dans la nature comme dans les cultures pures ont permis de distinguer ces espèces entre elles.

Ce sont :

A. *Ceratostomella pini* n. sp. qui possède des périthèces de forme bien caractéristique.

B. Le groupe *Pilifera*, composé de trois Champignons possédant des périthèces à peu près identiques à ceux de l'ancienne espèce connue sous le nom de *Ceratostomella pilifera* (Fries) Winter, mais se distinguant entre eux par des formes conidiennes spécifiques pour chacune de ces espèces. Ce groupe est composé des espèces suivantes :

1. *Ceratostomella picea* n. sp. avec un *Graphium*, probablement identique à celui du *Graphium penicillioides* Corda.
2. *Ceratostomella cana* n. sp. avec un autre *Graphium* différent de celui qui appartient à *C. piceae*.
3. *Ceratostomella coerulea* n. sp. qui ne possède pas la forme conidienne connue sous le nom de *Graphium*.

C. *Endoconidiophora coerulescens* n. sp. appartient par la forme de ses périthèces au groupe *Pilifera* mais possède une forme conidienne *Chalara Unger* Sacc. qui est telle-

ment caractéristique que l'auteur s'est cru obligé de créer un genre nouveau.

Les Champignons mentionnés sous le n° 1-4 possèdent, en dehors des formes conidiennes, des conidies qui se forment immédiatement sur le mycélium ou sur les conidiophores isolés. Elles sont caractéristiques pour chaque espèce et peuvent être utilisées pour identifier le Champignon. Nous reviendrons encore sur ces différents conidiophores un peu plus tard à propos de leur formation pour justifier notre détermination de *Ceratostomella piceae* Münch chez qui nous avons étudié le développement des périthèces.

Au point de vue du développement, ces Champignons ne sont pas bien connus, bien qu'il ait été entrepris des travaux très intéressants à cet égard. Gäumann en parlant de ce groupe d'Ascomycètes s'exprime ainsi (64, pages 258-259) : « Leider ist weder von den Sphaeriaceen noch von den Ceratostomataceen ein Vertreter zytologisch eingehend untersucht worden. Einzig für *Ceratostoma brevirostre* Fckl. (*Ceratostoma* unterscheidet sich von *Ceratostomella* dadurch, dass bei ihr die Ascosporen braun sind, bei *Ceratostomella hyalin*) gibt Nichols (1896) an, dass sie ein einzelliges, gewundenes Ascogon ausbildet, an dessen Spitze sich das Antheridium unmittelbar anlegt. Die weiteren Vorgänge sind unbekannt. Jedenfalls septiert sich das Ascogon später und wächst zu ascogonen Hyphen aus ».

En 1925 parut un travail intitulé « *A cytological study of Ceratostomella fimbriata* (E. and H.) Elliot ». John A. Elliott en serait l'auteur. Mais on trouve la remarque suivante (48, page 417) : « This manuscript was prepared by the late Doctor Elliott. After his death it was sent by Dr. Bradford Knapp, of Arkansas, to Dr. Thomas F. Manns, who, with Dr. W. J. Baerg, of Arkansas, finished certain details and submitted the paper for publication. While it is not as complete and conclusive as it

probably would have been had Dr. Elliott lived, it is published with the idea that it may stimulate further work on the problem.-Ed ». Cette mention n'était pas vaine surtout la remarque finale, car en réalité ce travail a beaucoup stimulé notre zèle investigateur.

Nous pouvons concevoir qu'il n'est pas nécessaire que le développement de deux espèces du même genre soit toujours le même. Mais nous sommes étonné qu'il existe une différence si profonde entre le développement de *Ceratostomella fimbriata* et celui de *C. piceae*. Pourtant le travail d'Elliott n'est pas aussi complet qu'on pourrait le souhaiter. On ne peut que déplorer une mort prématurée qui n'a pas permis à cet excellent auteur d'achever lui-même son manuscrit.

Deux années plus tard Sartoris a étudié la cytologie du *Ceratostomella adiposum* (Bult.) Sartoris. Il a cherché à démontrer que ce Champignon qui provoque le *black-rot* sur la canne à sucre est un véritable Ascomycète appartenant au genre *Ceratostomella*. Par conséquent, il n'a pas attaché une grande importance au tableau du développement complet des périthèces dans cette espèce.

On peut dire qu'à l'heure actuelle, on ne possède de travail complet sur le développement d'aucune espèce du genre *Ceratostomella*. L'intérêt que peut avoir un travail complet de ce genre est évident.

Matériel et technique. — *Ceratostomella picea* a été isolé du bois de Pin maritime (*Pinus martima*) et ensuite cultivé sur gélose en boîtes de Petri. Nous avons ainsi obtenu tous les stades nécessaires à nos recherches :

Comme milieu nutritif nous avons employé celui de Lutz (104, page 311) pour Hyménomycètes :

Xylose	2 gr. 50
Maltose	2 gr. 50
Phosphate d'ammoniaque	0 gr. 50
Azotate d'ammoniaque	0 gr. 50
Sulfate de magnésie	0 gr. 05

Sulfate de fer	0 gr. 025
Sulfate de manganèse	0 gr. 025
Gélose	10 gr.
Eau	500 gr.

Nous avons remplacé l'eau par un liquide obtenu par la macération à haute température de sciure de bois de Hêtre blanc comme il indique dans la recette pour son second milieu. En dehors de cela nous n'avons rien changé.

Nous croyons avoir obtenu un certain avantage par cette légère modification parce que le développement des périthèces a été plus abondant.

Le matériel ainsi obtenu a été traité par les méthodes courantes. Le Flemming faible s'est montré cette fois aussi comme un excellent fixateur. La triple coloration de Flemming et l'Héματοxyline ferrique nous ont donné toute satisfaction.

Le développement du mycélium et des conidies. — Comme point de départ de nos cultures nous avons pris les ascospores. Il n'est pas difficile de s'en procurer étant donné que les ascospores une fois formées sont expulsées du périthèce et forment au sommet du col une gouttelette blanchâtre. Les ascosporesensemencées sur le milieu nutritif, et les cultures mises dans le thermostat à la température de 28 degrés, la germination se produit au bout d'une journée.

Dès que le tube germinatif a atteint une certaine longueur, il commence à se cloisonner. C'est ainsi que se forme un mycélium d'abord hyalin. La germination des conidies se produit sous les mêmes conditions au bout de quelques heures. Après quelques jours, la colonie qui est déjà assez grande, présente un aspect floconneux et blanchâtre. A ce moment, le Champignon produit une grande quantité de conidies, par ses conidiophores. La formation des conidies est particulièrement abondante sur les parties aériennes du mycélium, qui peut se présenter aussi sous

l'aspect de cordons. Dans nos cultures nous n'avons jamais trouvé de fruits conidiens connus sous le nom de *Graphium*.

Quant au conidiophore, c'est un rameau mycélien dressé, formant au sommet une cellule qui s'allonge et donne à son tour une autre cellule et ainsi de suite (fig. 8,



Fig. 8. — *Cerastotomella piceae*. Formation des conidiophores.

page 76). Autour de ces cellules se forment les autres cellules, qui sont les conidies. D'après son aspect morphologique, le conidiophore dans sa jeunesse rappelle vaguement les jeunes conidiophores des *Hormodendron* ou ceux des *Cladosporium*. Mais chez *Ceratostomella* ils sont tout à fait hyalins. La cohésion entre les éléments du conidio-

phore n'est pas grande et il arrive souvent qu'au fur et à mesure de la formation des conidies celles-ci se détachent de leur support et forment une agglomération au sommet du conidiophore (fig. 9, page 77).

Les figures qui représentent la formation des conidiophores et des conidies sont faites à la chambre claire d'après les cultures observées directement sous le microscope. C'est le seul moyen de les observer. Tous les procédés utilisés pour en faire une préparation se sont révélés insuffisants,



.Fig. 9. — *Ceratostomella piceae*. Mycélium avec conidiophores et conidies

étant donné, que les éléments d'un conidiophore se détachent facilement l'un de l'autre, ce qui fait perdre les relations naturelles de ces éléments. Pourtant dans certaines préparations fixées et colorées nous avons trouvé que chaque conidie possède un noyau. C'est pour cela que nous avons ajouté dans nos figures des conidies un point noir qui représente les noyaux comme on les voit dans ces préparations.

Quelques jours après l'ensemencement des ascospores, on constate dans les cultures un commencement de formation des périthèces et au bout d'une semaine (10 jours au plus) on voit déjà à l'œil nu les jeunes périthèces, qui ne tardent pas à mûrir.

Nous avons insisté longtemps sur la formation des conidies parce qu'elles sont très importantes d'après Münch pour la détermination des espèces du groupe *Pilifera*. Quand on compare nos dessins avec ceux de Münch, on peut constater que les conidiophores de l'espèce que nous avons examinée correspondent exactement à ceux observés par lui chez *Ceratostomella piceae* et représentés dans la figure 12 de son travail (113).

D'après nos cultures, nous pouvons confirmer le fait suivant mentionné par Münch. Quand le mycélium se trouve dans des conditions peu favorables au point de vue nutritif les conidiophores prennent un aspect particulier représenté par la figure 11 de Münch. La germination des conidies et des ascospores se produit de la manière que nous trouvons représentée sur la figure 9 du même travail.

Pourtant il faut bien signaler une différence entre ces deux Champignons. D'après Münch, *Ceratostomella piceae* possède dans son cycle ontogénétique un *Graphium*. Dans nos cultures nous n'avons jamais rencontré cette forme conidienne. Il est difficile de dire si cela résulte de l'influence du milieu nutritif que nous avons employé ou non. Quoi qu'il en soit, d'après la forme des conidiophores et des conidies, comme aussi d'après les périthèces, ce Champignon correspond à celui de Münch désigné sous le nom de *Ceratostomella piceae*. C'est la raison de notre identification du Champignon dont nous avons étudié le développement des périthèces.

La formation de l'ascogone. — Chez cette espèce les organes initiaux du périthèce prennent naissance à partir de deux filaments mycéliens voisins. Mais il est assez difficile de les observer à cause de leurs faibles dimensions. La figure 1, planche VIII, représentent le plus jeune stade que nous avons pu trouver, dans lequel on voit à côté de l'ascogone le trophogone sous forme d'une cellule plus petite et uninucléée. L'ascogone est plus grand et

possède déjà deux noyaux. C'est pour cela que nous supposons que c'est l'ascogone qui se forme le premier. Dans le stade suivant, il entoure le trophogone qui pendant ce temps a très peu grossi et possède toujours un seul noyau tandis que l'ascogone en contient un nombre déjà assez élevé provenant de nombreuses mitoses (Pl. VIII, 2). Ce stade correspond tout à fait au stade le plus jeune dessiné dans le travail d'Elliott sur le *Ceratostomella fimbriata*.

Les figures 8-10 de la planche VIII nous montrent les différents stades successifs du développement de *Ceratostomella piceae*. On peut constater que l'ascogone qui possède une tendance à l'enroulement ne tarde pas à être entouré par les hyphes végétatives qui sont d'abord très fines (fig. 3 et 4, Planche VIII). A ces stades on ne voit plus le trophogone qui a déjà disparu sans laisser aucune trace. Pendant ce temps l'ascogone reste toujours bien visible et peut être facilement identifié comme tel. C'est une hyphe enroulée, très grosse et avec des noyaux relativement grands.

Comme on le voit, les débuts de la formation des périthèces malgré une frappante ressemblance à leur origine, sont en réalité très différents dans ces deux espèces du genre *Ceratostomella*. Cette différence s'accroît encore pendant le développement ultérieur.

Les hyphes ascogènes. — Dans le travail d'Elliott nous admirons les beaux dessins qui représentent l'origine des hyphes ascogènes chez *C. fimbriata*. On voit nettement dans ces hyphes les synkaryons et les mitoses conjuguées, mais les dessins sont plus ou moins schématiques. A l'extrémité de ces hyphes qui sont abondamment ramifiées se forment les asques. « Nothing in the nature of an ascus hook is produced : the mother ascus-cell first appears as a terminal swelling of a branch of the ascogenous hyphae ». (48, page 420). Il nous semble que cette assertion est en contradiction avec la figure 19,

planche XVI, de son travail. De plus les hyphes ascogènes peuvent se fusionner d'après lui de temps en temps avec les cellules internes des parois. Nous n'avons trouvé rien de pareil chez *Ceratostomella piceae*, où l'on voit encore pendant un certain temps les parties plus ou moins grandes de l'ascogone dans les sections du jeune périthèce. (Fig. 5, 6, 7, Pl. VIII). A certains endroits (fig. 6, Pl. VIII), on remarque que l'ascogone semble être renflé d'un côté et que par conséquent son diamètre n'est pas partout constant. Une coupe effectuée dans des conditions exceptionnellement favorables nous a permis de voir de quoi il s'agit dans de pareils cas (Pl. VIII, fig. 8). On y voit nettement l'origine des hyphes ascogènes, qui sont représentées par les branches latérales de l'ascogone qui n'est pas cloisonné. Leur aspect caractéristique est le même que celui de l'ascogone et ne laisse pas de doute sur leur nature. Quant aux noyaux nous avons bien vu le cas où ils sont rapprochés l'un de l'autre, mais ce rapprochement est accidentel. Rien ne nous autorise à les considérer comme des synkaryons parce que ce sont là des cas exceptionnels et rares. Nous soulignons cette constatation car elle est diamétralement opposée à celle qui ressort de l'étude de *C. fimbriata*.

Le développement ultérieur des périthèces. — Avant de passer au développement ultérieur des périthèces, il est nécessaire de dire quelques mots en général sur les hyphes dites ascogènes. Ce sont les hyphes qui prennent leur naissance à partir d'un organe caractéristique qui est l'ascogone. Elles peuvent être plus ou moins ramifiées et forment les asques à leur extrémité directement ou par l'intermédiaire de crochets. Mais l'évolution de ces hyphes n'est pas toujours aussi simple et typique qu'on la trouve chez certains Discomycètes. (*Pyronema* sp.). Elles peuvent subir des complications différentes qui coïncident avec un changement général de l'aspect du jeune périthèce. C'est le cas du *Ceratostomella piceae* et

nous retrouverons des phénomènes analogues chez *Cordyceps militaris* comme chez *Xylaria*. Pour le moment nous nous contenterons d'indiquer qu'à la base des périthèces, se forme un tissu plectenchymateux à partir duquel paraissent se former les hyphes ascogènes proprement dites. Cet état de choses a permis d'affirmer jadis pour certaines espèces (alors qu'on ne connaissait pas encore exactement l'ontogénie de leurs périthèces), que les asques prennent naissance à partir des cellules végétatives. Ces constatations préalables étant faites, nous pouvons continuer notre descriptions du développement des périthèces chez *Ceratostomella piceae*.

Les hyphes ascogènes changent d'aspect en se développant progressivement de telle sorte qu'il n'est pas facile de les identifier. On trouve ordinairement dans le centre du périthèce de grosses cellules polyénergides tandis qu'à la périphérie les parois du périthèce commencent à se former à la suite des soudures des hyphes périphériques qui deviennent de plus en plus brunes (Pl. VIII, fig. 9, 10). Cette couleur est noire quand on regarde le périthèce à l'œil nu ou sous faible grossissement. Dans sa partie supérieure le périthèce commence à former son col qui devient de plus en plus long. Il se compose de cellules parallèles entre elles. Les cellules périphériques du col prennent bientôt un aspect analogue à celui des cellules qui composent les parois du périthèce. Par contre celles qui se trouvent dans la partie centrale, subissent avec l'âge une gélification progressive de telle sorte qu'au moment de la maturité du périthèce, ces cellules sont remplacées par un canal central qui permet aux ascospores de sortir. Au sommet du col on trouve des appendices blanchâtres formés par les hyphes des parois. Le col une fois formé est relativement très long; ce qui constitue une des caractéristiques du genre.

A ce stade on trouve que les grandes cellules polyénergides du centre sont situées à la base du périthèce. Nous ne pouvons nous prononcer sur la véritable forme de ces

cellules n'ayant pu obtenir des coupes parallèles à la base du périthèce.

A un stade plus avancé, on constate l'apparition de la cavité centrale à la base de laquelle on voit le commencement de la formation des jeunes asques. Les autres cellules dans cette région, accusent une dégénérescence qui se manifeste par une gélification (fig. 1 et 2, Pl. IX).

Formation des asques et des ascospores. — Si l'on envisage la répartition des asques à l'intérieur du périthèce, on constate qu'ils sont disposés en un bouquet central plus ou moins divergent. La position centrale des jeunes asques et de tissu ascogène apparaît clairement surtout quand on coupe un périthèce parallèlement à sa base. (Fig. 1, Pl. X). Ils prennent naissance par intermédiaire des crochets à partir des cellules basilaires qui proviennent des hyphes ascogènes. Voilà encore une différence à noter, semble-t-il entre l'évolution de *Ceratostomella piceae* et celle de *Ceratostomella fimbriata*, si les descriptions dues à Elliott correspondent à la réalité.

Quant à *Ceratostomella adiposum*, elle semble former ses asques directement sans l'intermédiaire de crochets d'après les recherches de Sartoris. On n'a aucune raison de douter de ce fait surtout quand on regarde les dessins fournis par cet auteur. Ainsi on trouve dans le même genre des espèces avec ou sans crochets.

La formation des crochets chez *Ceratostomella piceae* est normale. La figure 2, *a-u*, planche X, nous montre la formation des crochets, des asques et des ascospores. On voit d'abord une hyphe binucléée à peine recourbée à son extrémité (fig. *a*). Un peu plus tard, cette hyphe affecte nettement la forme d'un crochet (fig. *b*) et possède toujours deux noyaux. A la suite des mitoses on trouve bientôt quatre noyaux (fig. *c*, *d*). Ces mitoses ne sont pas nécessairement conjuguées comme nous avons pu le constater. Un de ces noyaux peut se diviser avant ou après



Fig. 10. — *Ceratostomella piceae*. Jeunes asques
disséminés dans la cavité centrale.

l'autre. Le crochet se divise par des cloisons perpendiculaires en trois cellules (fig. *e*, *f*). La cellule centrale possède deux noyaux, les autres n'en ayant qu'un (fig. *g*). La cellule centrale ne tarde pas à former l'asque. Nous croyons aussi avoir relevé des indices tendant à montrer que les deux autres cellules peuvent fusionner comme c'est le cas chez *Pyronema* sp., et former un autre asque.

Dans le jeune asque se produit la fusion dangeardienne (fig. *l*), à la suite de laquelle se forme le noyau double. Les figures *h*, *i*, *j*, *k*, nous montrent un asque dans lequel deux noyaux sont rapprochés l'un de l'autre avant cette fusion. On voit à la base d'un de ces asques (fig. *k*), qu'il se trouve en relation avec un crochet atrophié d'où il dérive.

Après trois divisions successives le noyau double fournit huit noyaux autour desquels s'organisent les ascospores (fig. *m-u*). Le mode de formation des ascospores est très difficile à suivre pas à pas, vu la faible grandeur des objets à examiner. Mais ici comme partout ailleurs, dans les asques il s'agit de la formation libre. La figure *q*, représente un stade où les huit noyaux semblent être un peu allongés. C'est probablement le commencement de la formation des ascospores. Les jeunes ascospores encore en voie de formation sont très chromophiles et difficiles à différencier (fig. *r*). Elles se présentent sous la forme de bâtonnets légèrement recourbés et fortement colorés. Les ascospores une fois mûres sont allongées et possèdent un noyau (fig. *s*). Les ascospores sont mises en liberté par la gélification de la membrane de l'asque (fig. *t*, *u*).

Les asques se détachent immédiatement avant la maturation de leurs ascospores de telle manière qu'on les trouve libres dans la cavité centrale du périthèce (fig. 10, page 83). Ils se gélifient quand les ascospores deviennent mûres. Cette gélification atteint aussi les cellules qui forment la couche intérieure des parois des périthécés. Dans cette masse mucilagineuse sont dispersées les ascospores. La figure 11, page 85, représente ce stade de maturité

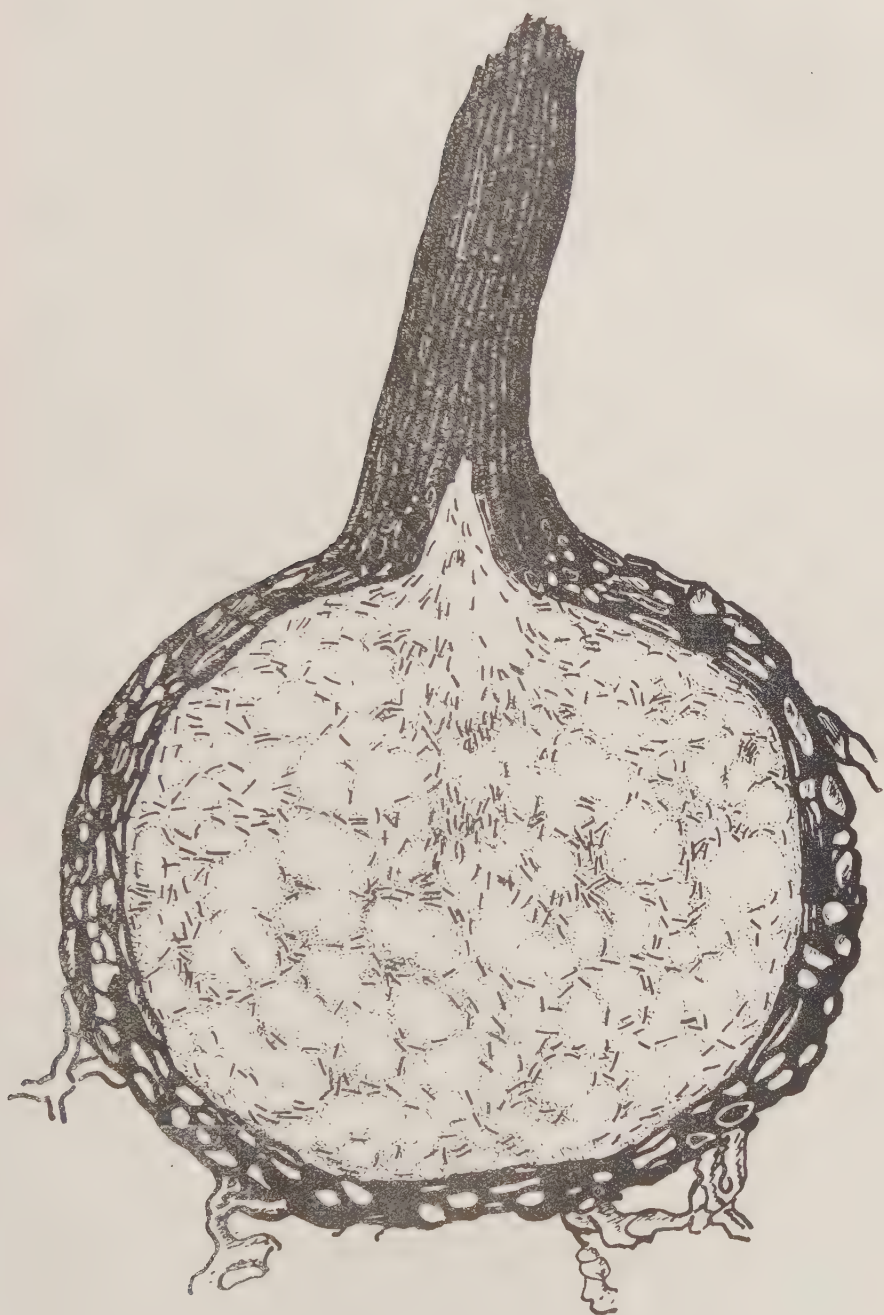


Fig. 11. — *Ceratostomella piceae*. Ascospores dispersés dans une masse mucilagineuse à l'intérieur du périthèce.

du périthèce. La couche externe de la paroi du périthèce, est fortement colorée et persiste seule. Toute la cavité du périthèce est remplie par cette masse mucilagineuse dans laquelle se trouvent les ascospores. Cette masse forme au sommet du col une gouttelette blanchâtre qui sera ensuite dispersée au hasard pour trouver un milieu favorable permettant aux ascospores de recommencer le cycle ontogénique.

II. *Cordyceps militaris* (L.) Link

Introduction. — Le genre *Cordyceps* est constitué par des espèces très intéressantes qui poussent ordinairement sur différents insectes. Cette particularité a fait jadis courir les bruits les plus extraordinaires dans le monde scientifique. On a parlé, par exemple d'insectes se transformant en plantes. Mais heureusement depuis ce temps nos connaissances ont avancé et sont devenues beaucoup plus précises sur ce sujet à la suite de nombreuses recherches.

C'est ainsi qu'on a étudié le développement des périthèces chez certaines espèces de ce genre. Nous citons seulement ici les travaux de Lewton-Brain sur *Cordyceps ophioglossoides* et ceux de Fisch, qui a étudié entre autres Ascomycètes *Cordyceps militaris*, *C. ophioglossoides* et *C. capitata*. Ces excellents travaux sont insuffisants si on les envisage au point de vue du développement parce qu'ils ont porté sur des échantillons presque mûrs. Ce n'est pas étonnant car on trouve rarement les espèces du genre *Cordyceps* en une grande quantité et dans un état propice, permettant d'entreprendre de pareilles recherches (1).

Aussi avons-nous profité de récoltes particulièrement

1. On peut trouver quelquefois des stations où l'on rencontre ce Champignon en quantités relativement considérables. En réalité *Cordyceps militaris* peut provoquer d'après Zopf (144) une véritable épidémie parmi les chenilles et chrysalides d'insectes nuisibles.

abondantes de *Cordyceps militaris* pour étudier tous les stades de son développement. Ce Champignon se développe sur une chrysalide enfoncée dans la mousse humide à une profondeur de 2-3 mm.

D'après Tulasne, *Isaria farinosa* est la forme conidienne du *Cordyceps militaris*. Ici nous laisserons de côté cette forme conidienne. Ce qu'il importe pour nous c'est le développement des périthèces. Lorsqu'on envisage l'ensemble des Ascomycètes, on constate qu'il en existe deux sortes : les simples et les composés ; si l'on connaît assez bien l'origine de périthèces chez les premiers, il n'en est pas de même en ce qui concerne les seconds. *Cordyceps militaris* est une espèce composée comme toutes les autres que nous étudierons encore dans ce mémoire.

Formation du stroma et sa signification. — Les chrysalides sur lesquelles nous avons trouvé ce Champignon étaient dans un tel état qu'il était impossible de déterminer l'espèce à laquelle elles appartenaient. Dans les coupes effectuées dans n'importe quel sens, on constate que la chrysalide est complètement momifiée par les hyphes du Champignon. Dans cet état elle peut être comparée au sclérote de *Claviceps purpurea*. Ce sclérote produit un ou plusieurs stipes sur lesquels se forment les périthèces. La figure 12, page 88, représente les différents stades de formation d'un stipe. Au commencement le stipe se compose d'un tissu homogène (fig. 12, *a*). Mais bientôt on constate qu'il se produit une différenciation en une partie fertile et une partie stérile (fig. 12, *b*). La différenciation va s'accroître (fig. 12, *c*), jusqu'à maturation des périthèces (fig. 12, *d*).

Voilà comment se produit cette différenciation. Dans sa jeunesse le stipe est formé par des hyphes plus ou moins parallèles entre elles de sorte qu'il se compose d'un tissu homogène et compact. Un peu plus tard à la périphérie de la partie supérieure du stipe se forme une couche qui est

constituée par les hyphes irrégulièrement enchevêtrées entre elles. Cette couche périphérique possède une consistance lâche. Ce tissu d'après son caractère morphologique se distingue facilement sous le microscope de la partie centrale du stipe. C'est dans cette couche périphérique qu'apparaissent les ébauches des jeunes périthèces. Au fur et à mesure de leur développement cette différence entre la partie stérile et la partie fertile du stipe devient de plus

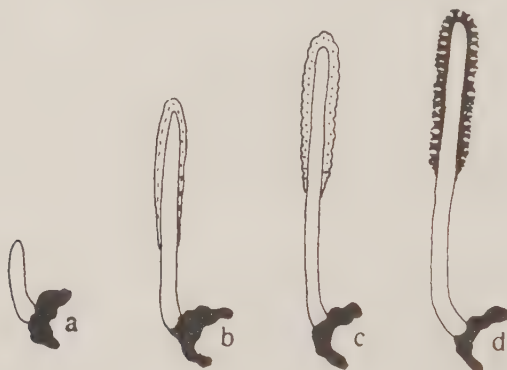


Fig. 12. — *Cordyceps militaris*. Formation du stroma.

en plus évidente. Quand les périthèces sont mûrs on peut facilement détacher cette couche ascigère de la partie stérile du stipe. Les parois externes des périthèces sont formées par le concours des hyphes appartenant à cette couche extérieure comme nous allons le voir encore.

Nous avons insisté sur la formation du stroma parce qu'on indique souvent qu'on peut distinguer deux séries dans le genre *Cordyceps*. La première est caractérisée par des périthèces saillants, tandis que la seconde possède des périthèces enfoncés dans une couche bien définie comme c'est le cas pour *Cordyceps militaris*. D'autre part il faudrait voir comment se forment les périthèces dans la seconde série. S'il y a une formation semblable à ce qu'on trouve chez *Cordyceps militaris*, ou bien si la formation des périthèces ressemble dans certaines mesures à la formation

des périthèces telle qu'on la trouve chez les *Nylaria*. Dans ce dernier cas on peut baser la différenciation de ces deux séries sur les caractères anatomiques ; la division du genre *Cordyceps* y gagnerait ainsi en précision. En même temps on pourrait vérifier s'il y a identité entre le stroma des *Cordyceps* et celui des *Nylaria* comme l'a pensé Ruhland.

En 1926 a paru un travail de Hilitzer dans « *Preslia* » (88), sur la valeur morphologique des différentes parties du corps fructifère chez les Champignons. Mais à notre avis il faut multiplier encore les observations positives avant de tirer une conclusion quelconque.

Quoi qu'il en soit c'est un sujet d'études spéciales qui dépasse le cadre que nous nous sommes proposé. Nous nous contentons d'attirer sur ce point là l'attention des Mycologues compétents.

La formation de l'ascogone et son développement ultérieur. — Chaque chambre contenant les asques montre à son début un filament plus ou moins renflé, dont l'extrémité ne renferme qu'un seul noyau (fig. 13 *a*, page 90), c'est l'ascogone ; on le remarque au milieu des autres filaments qui l'entourent, par son cytoplasme très dense et fortement chromatique : le noyau lui-même est plus gros que les noyaux ordinaires et il se distingue, d'autre part, par son nucléole relativement volumineux.

Nous soulignons cette constatation parce que jusqu'à présent on a pensé que les hyphes ascogènes prennent naissance chez les *Cordyceps*, à partir des cellules végétatives (Fisch, Gwynne-Vaughan).

Cet ascogone, devient plurinucléé au fur et à mesure qu'il s'allonge en se recourbant ou se contournant plus complètement (fig. 13 *b, c, d, e, f, g, h*) ; parfois les noyaux sont rapprochés par paires ; mais il s'agit d'une apparence due à une division récente et non à de véritables synkaryons. Il est important de noter qu'à aucun moment ces ascogones n'entrent en communication

directe avec un second filament copulateur : il n'existe donc dans le *Cordyceps militaris* aucun vestige de sexualité à ce niveau. Très exceptionnellement, par suite du rapprochement de deux ascogones, on pourrait avoir l'impression qu'il existe une copulation entre ces deux organes ; mais ce n'est qu'une apparence ainsi qu'on peut le vérifier

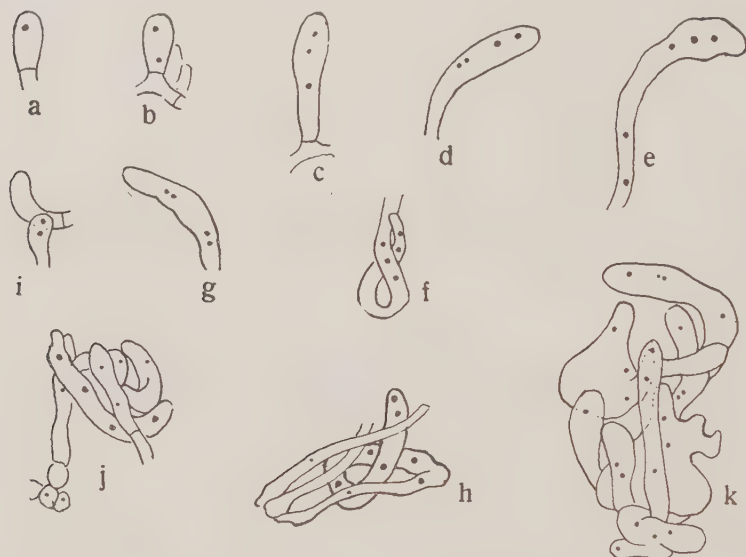


Fig. 13. — *Cordyceps militaris*. Développement de l'ascogone.

très facilement (fig. 13 *i*). Sans doute des cas analogues ont-ils été interprétés inexactement.

Avec le concours des hyphes végétatives, l'ascogone commence à former des pelotons (fig. 13 *j*). Ces hyphes prennent un aspect semblable à celui de l'ascogone. A ce stade, on ne peut guère distinguer l'ascogone qu'à sa dimension un peu plus grande et à ses noyaux un peu plus volumineux. Bientôt l'ascogone se renfle et forme un sac à partir duquel les hyphes ascogènes se développent (fig. 13 *k*) ; des noyaux s'engagent dans ces ramifications et l'on trouve aussi des noyaux disposés par paires, surtout aux stades assez avancés où les pelotons

deviennent de plus en plus grands ; on peut trouver aussi les restes des ascogones en voie de disparition.

Mais ces hyphes que nous appelons ici ascogènes ne sont pas ascogènes à proprement parler. Elles subissent encore une transformation comme nous allons le voir et c'est seulement après que se forment les véritables hyphes ascogènes, à l'extrémité desquelles se forment les asques. La figure 1, Planche XI, représente un de ces pelotons. Les hyphes dont il est composé sont ramifiées. Elles se distinguent nettement par leur aspect des autres hyphes végétatives et leurs noyaux sont relativement très grands. Bientôt on peut constater dans le peloton deux parties différentes (fig. 2, Pl. XI). La partie supérieure correspondant à la partie apicale du périthèce mûr, la partie inférieure correspondant à la base.

Il nous semble évident que la partie supérieure provient des hyphes végétatives parce qu'elle fournit les premiers éléments des futures parois du périthèce. La partie basale par contre est formée par les hyphes provenant de l'ascogone, et sont transformées en grandes cellules polyénergides.

La formation des hyphes ascogènes proprement dits et des asques. — A un moment donné on assiste à la formation des hyphes ascogènes à partir de ces grandes cellules polyénergides situées à la base du jeune périthèce (fig. 1, Pl. XII). Ces hyphes forment les asques par l'intermédiaire du crochet (fig. 1, Pl. XIII). Ce procédé est assez compliqué et est difficile à suivre dans les préparations coupées au microtome. Nous allons donner quelques détails obtenus au cours d'observations favorables.

On voit que les hyphes ascogènes forment des crochets typiques dans lesquels on trouve deux noyaux. Ces noyaux se divisent simultanément ou l'un avant l'autre. Quoi qu'il en soit le résultat final est le même. On trouve

dans le crochet quatre noyaux (fig. 2, Pl. XIII). Peu après la division des noyaux le crochet se divise en trois cellules. L'avant-dernière de ces cellules possède deux noyaux. Elle peut former un asque ou (fig. 3, Pl. XIII), fournir à son tour un nouveau crochet. Les deux cellules latérales se fusionnent et produisent une nouvelle cellule à deux noyaux, qui peut aussi fournir un nouveau crochet ou un asque. Les cellules sous-jacentes, binucléées sont capables de subir la même évolution et on voit qu'une hyphe ascogène peut donner naissance à des formations assez compliquées (fig. 4, Pl. XIII).

Plus tard nous pouvons constater un phénomène assez intéressant. Pendant que les hyphes ascogènes forment des crochets et des asques à leur partie supérieure, elles subissent à la partie inférieure une désagrégation, de telle sorte, qu'au moment de la maturation des ascospores la base des périthèces est occupée par une masse de cellules amorphes à peu près vidées de leur contenu. Chaque hyphe ascogène forme comme une sorte de bouquet d'asques. Dans certains périthèces nous avons trouvé parmi les asques de grosses cellules beaucoup plus courtes qui se sont formées à la place des asques. Leur contenu est plein de plasma renfermant des globules très chromophiles de différente grandeur (fig. 5, Pl. XIII). Il est difficile de dire s'il s'agit ici de noyaux dégénérés ou simplement de corpuscules métachromatiques. Ces corps ont parfois des formes bizarres. Ils sont filamenteux ou enroulés en tire-bouchon. Mais leurs contours sont toujours bien définis. On se demande comment il faut interpréter ces cellules ? A notre avis il s'agit simplement dans de pareils cas de formations tératologiques qui n'ont aucun rapport avec le développement normal de cette espèce. Nous les mentionnons seulement à titre de curiosité. Ces cellules ressemblent beaucoup à ce qu'on trouve dans les jeunes périthèces quand les crochets commencent à se former. A ce moment là on trouve à la périphérie et parmi les hyphes

ascogènes, les autres hyphes végétatives composées de cellules très élargies à la base et plus élancées vers le sommet. Ce sont elles qui forment au commencement les véritables parois du périthèce.

L'évolution nucléaire dans les asques et la formation des ascospores. Les espèces du genre *Cordyceps* ont des spores filiformes et pluricellulaires qui peuvent se désagréger en cellules dont elles sont composées. La formation de ces spores a été étudiée surtout par Lewton-Brain chez *Cordyceps ophioglossoides*.

Mais les résultats obtenus ne sont pas assez complets pour être satisfaisants, ce qui n'est pas étonnant vu les difficultés du sujet. R. Maire qui a étudié l'évolution nucléaire dans les asques et la formation des ascospores chez beaucoup d'espèces a porté son attention aussi sur *Cordyceps (Torrubia) capitata*. Mais faute de matériel, il n'a pas pu suivre ces phénomènes dans tous leurs détails.

Nous allons exposer dans les lignes qui vont suivre les différents stades de cette évolution dans la mesure où nous les avons trouvés. Le jeune asque possède d'abord deux noyaux. Plus tard on peut constater un rapprochement entre ces noyaux. A ce stade, ils sont assez petits et présentent un aspect homogène. La hyalosphère d'abord à peine perceptible autour des noyaux est maintenant bien visible. On trouve un petit granule à côté de chaque noyau (fig. 6, 7, Pl. XIII). C'est probablement le centrosome. A la suite de la fusion dangeardienne, ces deux noyaux forment un noyau double qui est relativement très grand et homogène et dans lequel on ne distingue pas de réseau chromatique (fig. 8, Pl. XIII).

Avant d'entrer en division le noyau double est le siège de phénomènes dont la signification n'est pas tout à fait claire et qui se placent chronologiquement entre la fusion des noyaux primaires et la prophase de la première division (fig. 9, Pl. XIII). Nous donnerons plus tard une des-

cription plus détaillée de ces phénomènes dans un mémoire spécial.

Nous avons rencontré assez souvent le fuseau de la première mitose dans une préparation réussie. Mais celle-ci ayant été accidentellement détériorée, nous ne donnons pas les figures qui la concernent n'ayant pu les faire. Nous pouvons seulement indiquer qu'on trouve dans la plaque équatoriale deux chromosomes qui vont se diviser un peu plus tard. Les figures 10-16, pl. XIII, représentent les différents stades de trois divisions successives, à la suite desquelles se forment huit noyaux. On trouve toujours à la plaque équatoriale avant la scission deux chromosomes. C'est le nombre de l'espèce. On trouve souvent chez les Ascomycètes que les fuseaux de la troisième division sont orientés dans un sens perpendiculaire par rapport à celui des deux premières mitoses. Mais ici les fuseaux de la troisième division sont parallèles à l'axe de l'asque ou légèrement obliques par rapport à lui comme c'est le cas dans les deux divisions précédentes (fig. 11, 14, 15, Pl. XIII).

Autour de ces huit noyaux vont s'organiser les embryons des futures ascospores. Nous avons dessiné quelques détails de la formation des ascospores. Les embryons des ascospores se forment d'après le mode bien connu et décrit pour la première fois par Harper (fig. 17, Pl. XIII). Ces embryons sont elliptiques et uninucléés (fig. 18, Pl. XIII).

Nous savons pourtant que les ascospores sont longues, filiformes et cloisonnées. Par conséquent elles sont composées d'un nombre relativement élevé de petites cellules. Comment se produit cette transformation ? Il est difficile de répondre à cette question, mais elle doit s'accomplir assez rapidement parce qu'on ne trouve que peu de stades intermédiaires. La figure 19, planche XIII, représente un de ces stades permettant de conclure que l'embryon de l'ascospore se cloisonne d'abord et ensuite s'allonge. En outre ces embryons sont légèrement recourbés en forme

de croissant. Chacune de ces petites cellules possède un noyau. Pendant leur formation les ascospores deviennent de plus en plus filiformes. A un moment donné de leur évolution on a l'impression que les ascospores ne sont pas cloisonnées. Cette constatation semble être en contradiction avec tout ce que nous avons dit jusqu'à présent sur la formation des ascospores, et nous croyons que cet aspect ne correspond pas à la réalité. Cette impression provient probablement de ce que les cloisons transversales des ascospores sont à ce stade difficiles à mettre en évidence et peu nombreuses.

On voit plus tard que les ascospores complètement mûres sont vraiment cloisonnées, mais on ne réussit pas à les différencier convenablement. Pour remédier à ce mal il suffit de fixer le matériel à l'alcool absolu et de le colorer à l'Hématoxyline ferrique. De cette façon on obtient de bonnes préparations dans lesquelles on voit nettement que les ascospores sont cloisonnées et que chacune de ces cellules possède un noyau (fig. 20, Pl. XIII). Plus tard les ascospores se désagrègent en cellules dont elles sont composées. Chacune de ces cellules peut donner naissance à un nouveau mycélium.

III. *Nummularia Bulliardi* Tul.

Introduction. — Nous avons trouvé ce Champignon sur un *Fagus* dans les environs de Zagreb en Yougoslavie. A côté de cette espèce se trouvait sur le même arbre *Hypoxylon confluens*, qui était bien développé. Bien que nous ne nous soyons pas occupé d'une manière approfondie des relations qui existent entre ces Champignons et leur support, il nous a paru d'après les apparences extérieures que cet arbre était grièvement atteint et qu'il se trouvait dans un état languissant.

C'est le développement des périthèces de ce Champignon

qui nous a intéressé surtout et nous avons essayé de trouver le premier stade, c'est-à-dire le début de la formation des périthèces. A cet effet nous avons prélevé des échantillons de ce Champignon à différentes époques au cours de deux années (1927-1929) et nous les avons fixés par différents fixateurs. Il n'existe pas à notre connaissance de travaux cytologiques sur le développement de cette espèce.

Le développement du stroma. — *Nummularia Bulliardi* s'est développée dans l'écorce de Hêtre. Les premiers signes de développement sont perceptibles sous forme de légères boursouflures du périderme, grandes de 1 à 2 mm., avec une proéminence de 0,25-0,50 mm. Au fur

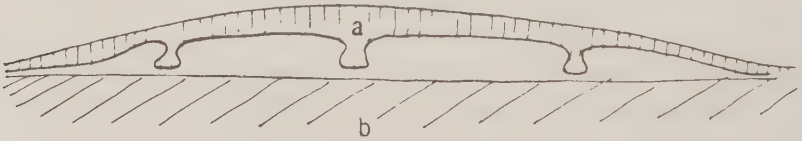


Fig. 14. — *Nummularia Bulliardi*. Séparation de deux couches (a et b) entre lesquelles se forme le stroma conidien.

et à mesure que le Champignon se développe ces plages deviennent plus grandes. En même temps le Champignon produit sous le périderme une quantité considérable de conidies. A un moment donné le périderme se rompt et les conidies qui forment alors une masse farineuse deviennent libres.

Un examen rapide sous le microscope nous apprend ce qui s'est passé. Le développement de mycélium à l'intérieur de l'écorce produit une certaine irritation qui se traduit par une néoformation parenchymateuse au-dessous du périderme.

Ces cellules se prolongent et affectent une formation prosenchymateuse. Cette néoformation ne se développe pas partout d'une manière uniforme. En certains points les cellules se divisent plus abondamment et forment de petites colonnettes par lesquelles se produit la séparation des deux couches (fig. 14, page 96). La couche extérieure

est représentée par le périderme et la néoformation pathologique (a), tandis que la couche intérieure est formée par l'écorce proprement dite (b). L'espace ainsi formé entre ces deux couches permet au Champignon de développer un stroma conidien qui produit une grande quantité de conidies rondes, hyalines et possédant chacune un noyau. La figure 15, page 97, représente une partie du stroma.

Dans les préparations on voit nettement que le mycé-



Fig. 15. — *Nannularia Batliardi*. Stroma conidien

lium utilise les voies de moindre résistance, c'est-à-dire qu'il emprunte les pores pour pénétrer dans les cellules aux membranes épaisses. Pendant ce temps il se forme à l'intérieur de l'écorce un autre stroma, qui produit les périthèces ; d'abord blanc, il devient ensuite de plus en plus foncé jusqu'au moment où il est tout à fait noir et dans les coupes effectuées dans le sens perpendiculaire, à la surface de l'écorce, il présente un aspect pseudoparenchymateux. Les deux stromas sont parallèles à la surface de l'écorce.

Comme nous l'avons déjà dit ce second stroma, au sein

duquel se forment les ébauches des jeunes périthèces, se trouve à l'intérieur de l'écorce. Au cours de son développement ultérieur la partie de l'écorce située entre ces deux stromas meurt, comme le stroma conidien qui se désorganise ensuite.

Il y a pendant l'hiver, une période de repos et, au printemps suivant le Champignon reprend son développement. Toutes les parties mortes et désorganisées du tissu à l'extérieur de ce second stroma au sein duquel se forment les périthèces se détachent à la suite de la pression exercée par ledit stroma qui poursuit activement son développement. A ce moment il est déjà bien développé et il apparaît libre à la surface. Il est étalé, un peu proéminent et forme des croûtes noires plus ou moins grandes avec beaucoup de pointes très fines. Ce sont les ostioles par lesquelles se déchargent les ascospores mûres.

Si l'on examine un échantillon de ce Champignon pendant l'été ou à l'automne, on y trouve les jeunes ébauches des périthèces qui se présentent comme des pelotons au milieu desquels on trouve les hyphes beaucoup plus grosses comme, par exemple, chez différentes espèces du genre *Xylaria* ou *Hypoxylon*. Ce sont les hyphes dites de *Woronin*. Qu'est-ce que nous représentent en réalité ces hyphes ? Nous pouvons dire tout de suite que les *Hyphes de Woronin* représentent un état du développement de l'ascogone.

La formation de l'ascogone et son développement. — Le jeune ascogone apparaît au milieu des cellules du stroma au moment où elles ne sont pas encore colorées en brun ou quand elles sont à peine colorées. Nous avons déjà indiqué que ce stroma présentait un aspect pseudoparenchymateux, mais il possède une consistance plus lâche à l'endroit où l'ascogone va se former. L'ascogone est une petite cellule monucléée légèrement allongée et recourbée au sommet (fig. 1, 2 ; Pl. XIV).

Il prend les différents colorants avec plus d'intensité et à ce point de vue il se comporte comme tous les organes initiaux chez les autres Ascomycètes. Les figures 3-6, planche XIV, représentent les stades successifs de son développement. On voit l'ascogone s'enrouler puis se cloisonner et former bientôt un petit peloton entouré par des hyphes légèrement enchevêtrées, de sorte que dans les coupes examinées sous le microscope elles attirent l'attention par leur aspect caractéristique. Ces hyphes sont produites par les cellules qui entourent le jeune ascogone, et ne sont pas aussi riches que lui en protoplasme. D'ailleurs l'ascogone possède des cellules plus grandes, ce qui le rend très visible au milieu de ces hyphes.

L'ascogone ne possède d'abord qu'un seul noyau, mais leur nombre augmente à la suite de nombreuses divisions. Au moment où il est déjà cloisonné, on trouve plusieurs noyaux dans chaque article, où ils sont disséminés assez irrégulièrement. De temps en temps on trouve des noyaux rapprochés mais en général ils ne présentent aucun aspect caractéristique. On voit qu'ici les *Hyphes de Woronin* sont polyénergides. Dans sa jeunesse l'ascogone possède partout le même diamètre, mais ensuite les articles grandissent et grossissent en demeurant rétrécis au niveau des cloisons. On peut s'assurer qu'il s'agit bien d'un seul ascogone dans les coupes épaisses, et bien orientées par hasard ; mais ces cas sont l'exception et ordinairement on n'en voit seulement que des portions plus ou moins grandes.

Nous ne pouvons pas donner de détails sur l'évolution ultérieure de cet ascogone. Mais nous supposons que l'ascogone va fournir les hyphes ascogènes avec leurs asques, qui à leur tour donnent naissance aux ascospores.

Quoi qu'il en soit, nous avons démontré qu'il y a un ascogone à l'origine de chaque périthèce dans cette espèce. A un stade plus avancé de son développement cet ascogone ressemble beaucoup à ceux qu'on trouve chez *Xylaria polymorpha*, comme nous le verrons plus tard.

IV. *Xylaria polymorpha* (Pers.) Grev.

Introduction. — Les espèces du genre *Xylaria* ont été étudiées à plusieurs reprises au point de vue du développement de leurs périthèces. Il serait trop long de citer tous les résultats obtenus par les anciens auteurs comme de Bary, Brefeld, Fisch, Füsting, Tulasne, etc. Nous nous contentons de résumer ici les travaux de ces auteurs aussi brièvement que possible. A. de Bary a décrit le développement des périthèces chez *Xylaria polymorpha*. Peu après Fisch s'est occupé du *X. polymorpha* et *X. hypoxylon*. Il a aussi étudié le développement de leurs périthèces. Brefeld s'est consacré aux cultures de différentes espèces de *Xylaria* et à leur morphologie plus qu'au développement des périthèces. Les recherches de Füsting, quoique très consciencieuses, sont insuffisantes. Pourtant, il faut rendre justice à ces auteurs parce qu'à l'époque de leurs travaux, il était difficile de faire mieux. Je crois être d'accord avec tous les mycologues en disant que l'œuvre des frères Tulasne « *Selecta fungorum carpologia* » mérite une entière admiration. Ce travail est particulièrement remarquable, au point de vue descriptif et iconographique. Tulasne s'est occupé entre autres Champignons des *Xylaria*. Il avait déjà remarqué que les périthèces commencent à se former chez ces Champignons au-dessous de la croûte noire du stroma. Mais les méthodes histologiques, seules satisfaisantes pour l'étude du développement des périthèces, sont d'une date plus récente. C'est pour cela que des recherches nouvelles ont été nécessaires.

En 1913 parut un travail intéressant de H.-B. Brown. Cet auteur a étudié avec les méthodes nouvelles *Xylaria tentaculata* B. et Br., *Xylaria trachelina* (Lev.) Cooke et *Xylaria* sp. En outre on trouve à la page 233 d'un (77) livre anglais récent de Gwinne-Vaughan et Barnes, la

figure 185 qui représente une section faite dans un jeune périthèce de *Xylaria polymorpha* et à la page 234 la figure 186 qui montre l'archicarpa de la même espèce.

Nous faisons remarquer ici, en insistant sur ce point que tous les autres, y compris H.-B. Brown n'ont pas réussi à montrer d'une manière précise l'origine des *Hyphes de Woronin* qu'on trouve à l'origine du périthèce. C'est pourquoi nous avons abordé ce sujet. Nous avons pris les premiers représentants de ce genre qui nous sont tombés sous la main, c'est-à-dire *Xylaria hypoxylon* (L.) Grev., et *Xylaria polymorpha* (Per.) Grev. Nos recherches sur *X. hypoxylon* n'ont pas été jusqu'à présent tout à fait satisfaisantes parce que nous n'avons pas trouvé tous les stades nécessaires pour retracer l'évolution complète de ce Champignon. Nous reviendrons à cette espèce dans un mémoire ultérieur. Pour le moment nous allons rendre compte de nos études sur *Xylaria polymorpha*.

Nous avons trouvé ce Champignon dans les environs de Zagreb sur une vieille souche d'arbre pourri. Les premiers stades dataient du commencement du mois de juin et depuis cette époque jusqu'au mois de septembre nous avons prélevé des échantillons chaque semaine. De cette manière, nous nous sommes procuré tous les stades voulus pour étudier le développement de cette espèce. Comme fixateurs nous avons employé le Flemming faible qui nous donna toute satisfaction.

Le développement du stroma. — Le jeune stroma est une petite masse cylindrique de 2-3 mm. de longueur et 1 mm. d'épaisseur, de couleur grisâtre et formée par des hyphes plus ou moins parallèles à l'axe longitudinal. Ce stroma s'accroît rapidement et peut finalement acquérir les dimensions assez notables de plusieurs centimètres de longueur sur 1-2 cm. d'épaisseur. A sa surface, se forme une couche conidienne qui produit une grande quantité de conidies hyalines, à 1 ou 2 noyaux. La couche coni-

dienne disparaît avec l'âge et est remplacée par une couche corticale primitivement brune et noircissant un peu plus tard. En général on peut dire que le corps fructifère du *X. polymorpha* est continu et qu'il n'existe pas de différence extérieure entre la partie fertile et la partie stérile comme c'est le cas chez *X. hypoxylon*.

Origine des *Hyphes de Woronin*. — Les ébauches des jeunes périthèces commencent à se former en même temps que les conidies. Elles sont antérieures à la formation de la croûte noire qui recouvre la surface du stroma. Ce sont de petits pelotons constitués par des hyphes assez minces, enchevêtrées entre elles et au milieu desquelles on voit une hyphe enroulée beaucoup plus volumineuse que les autres. C'est l'*Hyphe de Woronin* qui n'est pas autre chose qu'un ascogone évolué. Comment se forme l'ascogone ? Voilà une question à laquelle on n'a pas répondu jusqu'à présent d'une façon satisfaisante. La difficulté réside dans la nature même de l'objet à examiner. Etant donné que les débuts des périthèces se trouvent dans le stroma, c'est-à-dire dans un tissu plus ou moins compact, on est forcé de les examiner dans des coupes faites au microtome. C'est de là que proviennent toutes les difficultés.

De temps en temps on trouve dans le tissu du stroma de grosses hyphes polyénergides et l'on peut se demander si elles ne représentent pas les ascogones. Mais il faut avouer que rien ne nous autorise à être affirmatif. Est-il toujours vrai qu'il faut voir dans de telles hyphes les premiers éléments, qui par leur transformation vont fournir les véritables ascogones ? Voici une raison en faveur de cette supposition. Le plus jeune stade du développement des périthèces qui a pu être identifié comme tel est représenté sur la planche XV, figure 1, 2, 3, 4. On y voit bien une série de cellules d'aspect caractéristique, autour desquelles des hyphes plus fines commencent à s'enchevêtrer. Si l'on examine attentivement la préparation, il semble

presque évident que ces grosses cellules proviennent du cloisonnement d'une grande cellule polyénergide qui doit être à leur origine. Quant aux hyphes qu'on voit autour de cette série de cellules on peut se demander, quelle est leur rôle ? Sont-elles les fragments d'une anthéridie, d'un trophogone ou simplement des hyphes végétatives avec le concours desquelles se forment les pelotons en question ? A notre avis ce sont seulement des hyphes végétatives. Tous les stades initiaux que nous avons examinés semblent confirmer cette manière de voir. Nous les avons étudiées avec un grand soin ; nous les avons dessinées à la chambre claire et on trouvera quelques-uns de ces dessins sur la planche XV. On y voit nettement cette série de cellules caractéristiques, qui peut être plus ou moins grande. Que deviennent ces cellules ? La figure 5, planche XV, nous montre qu'une de ces cellules peut être plus grande que les autres ; elle est allongée et elle possède déjà quatre noyaux. Les autres cellules de la série peuvent avoir un ou deux noyaux. Mais ordinairement elles n'en possèdent qu'un. Elles sont destinées à produire les hyphes végétatives qui contribuent à la formation du jeune périthèce. Sur ce point là, il ne peut exister aucun doute. On peut facilement se rendre compte de ce fait en examinant les préparations. Du reste on voit nettement dans nos dessins faits à la chambre claire que ces cellules fournissent les hyphes végétatives. On voit donc quelle est leur origine.

Les hyphes qui se trouvent dans le voisinage de cette série caractéristique de cellules peuvent se cloisonner également en donnant des séries semblables. Mais les articles dont elles sont composées fournissent seulement les hyphes végétatives qui contribuent à la formation des parois du périthèce. Quant à cette grande cellule qui se trouve dans la série caractéristique, il est difficile de suivre pas à pas sa transformation ultérieure. On peut se demander si elle ne donne pas par cloisonnement des cellules semblables à celles qui composent la série ou s'il ne faut

pas voir le premier article de la future *Hyphe de Woronin*. Cette deuxième solution nous semble plus vraisemblable si l'on envisage l'évolution des périthèces dans ses grandes lignes. On trouve très souvent qu'une de ces cellules de la série qui est ordinairement plus grande que les autres commence à se recourber au lieu de conserver sa forme ordinaire et forme une branche latérale qui s'enroule (fig. 6, 7, 8, 9 ; Pl. XV). La figure 10, pl. XV, représente un stade déjà assez avancé où l'on remarque nettement un article de la série qui a fourni l'*Hyphe de Woronin*. Nous remarquons qu'à ce niveau on ne trouve jamais la plus légère indication qui nous permettrait de supposer qu'il existe une fusion de ces cellules entre elles ou avec les hyphes voisines, bien que les anastomoses entre les cellules végétatives du stroma ne soient pas rares. A ce stade relativement avancé, on trouve que l'enveloppe formée par les hyphes végétatives autour de ces cellules s'accroît de plus en plus.

Les ébauches des périthèces de cette espèce sont allongées, aussi faut-il les couper dans le sens longitudinal pour se rendre compte de ce qui se passe dans ces premiers stades. Si nous avons par hasard à examiner une ébauche de périthèce, coupée dans le sens perpendiculaire et non dans le sens longitudinal, on a une préparation qui est extrêmement difficile à interpréter, si l'on ne tient pas compte de ce qu'on a vu jusqu'à présent. On voit en effet un peloton d'hyphes assez minces au milieu desquelles, suivant la hauteur à laquelle la coupe a été faite, se trouve une grande cellule plus ou moins ronde, ou une cellule allongée et recourbée qui a un ou plusieurs noyaux (fig. 1, 2, 3 ; Pl. XVI).

Cette difficulté n'existe pas, comme nous l'avons vu dans le cas où l'ébauche du jeune périthèce est coupée parallèlement à la série des cellules caractéristiques. Dans ce cas là on voit nettement les relations qui existent entre ces éléments.

A un stade un peu plus avancé (fig. 4, Pl. XVI), on assiste à l'évolution de cette cellule recourbée, qui commence à s'enrouler. Elle se cloisonne et chaque article possède plusieurs noyaux. C'est l'*Hyphe de Woronin* qui grandit progressivement par accroissement des articles dont elle est composée (fig. 5, Pl. XVI).

La quantité des hyphes végétatives augmente autour de cette formation et le diamètre de ces pelotons devient plus grand (fig. 6, Pl. XVI). La figure 7, planche XVI, représente un peloton attardé dans son développement. Il est serré par ses voisins et plus petit que les autres. Les hyphes végétatives sont plus entrelacées et serrées entre

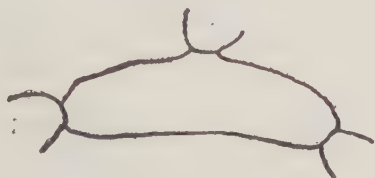


Fig. 16. — *Xylaria polymorpha*. Un article schématisé présentant un aspect difficile à interpréter.

elles à la périphérie du peloton que vers le centre, où se trouve située l'*Hyphe de Woronin*. Mais bientôt on perd de vue l'ensemble de cette formation, étant donné que nous avons examiné le développement de ce Champignon d'après les coupes faites au microtome ; les coupes plus épaisses faites à la main ne se prêtent pas bien à cette étude. C'est pour cela qu'on n'est pas sûr de quoi il s'agit quand on trouve un aspect comme celui représenté par la figure 16, page 105, dans un peloton déjà assez avancé. Est-ce bien une anastomose contractée entre les articles de l'*Hyphe de Woronin*, ou est-ce une ramification ? De temps en temps on trouve dans le voisinage des cloisons qui séparent les articles un ou deux noyaux (fig. 3, 4 ; Pl. XVII). D'autre part on trouve dans un article, tout près de la cloison, un granule qui ressemble au noyau et

dans l'autre une sorte de calotte (fig. 1, 2; Pl. XVII). Cela nous rappelle vaguement ce qu'on voit chez *Pyronema*.

On peut considérer comme règle qu'il n'y a qu'une seule

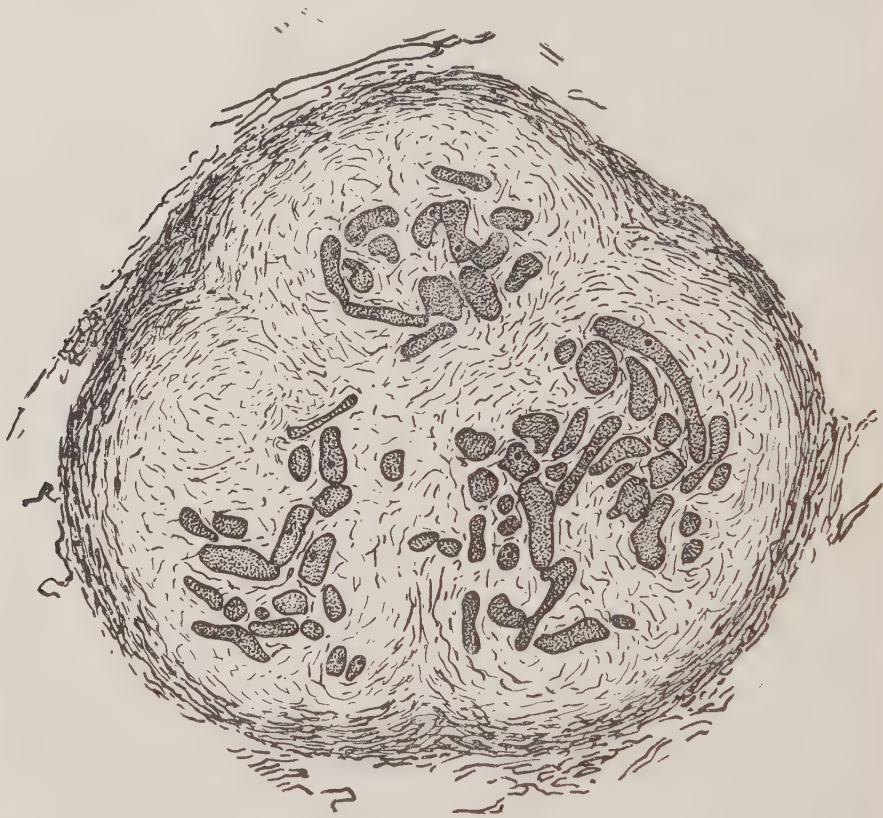


Fig. 17. — *Xylaria polymorpha*. Trois pelotons qui semblent former finalement un seul périthèce.

Hyphe de Woronin dans un jeune périthèce. Mais on peut constater assez souvent que deux pelotons voisins se fusionnent en donnant finalement un seul périthèce. Ce n'est pas tout : dans un cas exceptionnel, nous avons vu trois de ces pelotons qui se fusionnent entre eux comme on peut le voir dans la figure 17, page 106.

Le développement ultérieur des pelotons primordiaux et l'évolution des noyaux dans les articles des *Hyphe de Woronin*. — Dans le chapitre précédent nous avons décrit l'origine des ascogones et montré comment se forment les pelotons dans lesquels ils sont situés. Mais au moment de la formation des asques où l'on ne trouve plus aucune trace de l'ascogone, la structure du périthèce a aussi complètement changé. C'est pourquoi nous avons pris soin de suivre pas à pas toutes les transformations du jeune périthèce pour montrer les relations qui existent entre l'ascogone et les asques étant donné qu'on a prétendu que les asques chez *Xylaria* sp., se forment aux dépens des tissus végétatifs.

Nous savons déjà comment sont faits ces pelotons et nous allons voir maintenant comment ils se transforment en périthèces.

Vers le côté extérieur du stroma, chacun de ces pelotons forme un petit mamelon. Ce sont les futurs cols des périthèces (fig. 2, Pl. XVIII). A l'intérieur de ces pelotons on remarque le changement suivant : l'*Hyphe de Woronin* est située à la partie basilaire de la cavité centrale du périthèce, et le reste de cette cavité est rempli par des hyphes végétatives qui sont fines et plus ou moins enchevêtrées. Parmi ces hyphes, on voit l'*Hyphe de Woronin* découpée au hasard en portions plus ou moins grandes. On peut avoir aussi dans la préparation des articles entiers et cela nous permet de voir qu'ils sont toujours polyénergides. Mais l'aspect des noyaux qui se trouvent dans les articles n'est pas toujours le même.

Que deviennent les noyaux pendant le développement de ces hyphes ? Dans les jeunes stades les noyaux sont relativement petits et irrégulièrement disséminés dans les articles, de telle sorte qu'on ne peut trouver aucune régularité dans leur répartition. La figure 1, planche XVIII, nous représente une préparation dans laquelle les articles de l'*Hyphe de Woronin* sont découpés de telle manière,

qu'on pourrait croire qu'ils sont binucléés. Cette figure est particulièrement intéressante parce qu'elle rappelle en apparence ce qu'on voit chez *Xylaria hypoxylon*. En réalité on constate chez ce Champignon que les articles de l'*Hyphe de Woronin* sont binucléés à un certain stade de leur développement. Mais chez *Xylaria polymorpha* ce n'est qu'une apparence parce que certains noyaux peuvent être groupés par paires. Après un examen attentif de la préparation on peut constater qu'il y a plus de deux noyaux par article. Ce rapprochement entre deux noyaux peut être si grand qu'il semble au premier abord qu'il s'agit d'une fusion entre eux. En outre tous les noyaux ne sont pas de même grandeur. Pour mettre en relief tout l'intérêt de cette constatation il est nécessaire de faire une digression historique.

Abstraction faite de ce que prétendait Harper à propos de *Pyronema confluens*, Fraser à propos de *Humaria rutilans*, Blackman, Fraser et Brooks à propos de *Humaria granulata*, etc., nous voulons rappeler ici ce que Miss Dale a avancé en étudiant le développement des périthèces chez *Aspergillus repens*. D'après Miss Dale on peut retracer ainsi le développement des périthèces chez *Aspergillus repens*. Au commencement se forment les organes initiaux mâles (anthéridies) et femelles (archicarpes). Il semble qu'il ne s'établisse aucune communication entre ces organes. Aussi l'anthéridie manque le plus souvent complètement. L'archicarpe qui est polyénergide ne tarde pas à s'enrouler. Il se cloisonne et chaque article qui possède deux ou plusieurs noyaux peut donner naissance aux hyphes ascogènes. Aux stades avancés du développement de l'archicarpe tous les noyaux n'ont pas la même grandeur. Miss Dale explique ainsi cet état de choses (23, p. 220) :

« A comparison of different stages shows that the variation is chiefly due to the fusion in pairs of the original nuclei of the ascogonium, so that the largest nuclei are fusion nuclei. But apparently the nuclei grow, both before and

after fusion, as there are variations in size not only amongst the smaller single nuclei but also amongst the larger fusion nuclei » ; elle ajoute la conclusion suivante (23, p. 220) :

« Since a fusion of the ascogonium and the antheridium apparently never occurs, even when the antheridium is developed, it follows that the fusing nuclei are all of one sex, female, and that the fusion indicates a reduced form of sexuality ».

Dans le chapitre sur la sexualité des Ascomycètes du même travail Miss Dale cherche à élargir les résultats obtenus en étudiant *Aspergillus repens* et dit (23, p. 224) : « My work on *Aspergillus* has, however, confirmed my opinion that nuclear fusion does occur in the ascogone of *Gymnoascus*, after its fusion with the « sterile cell », in spite of Dangeard's statements that in the *Gymnoascaceae* the sexual organs are no longer functional, and that, even in cases where he has himself seen the union of two cells this is not followed by a fusion of nuclei. »

Nous ne voulons pas reprendre cette vieille controverse puisque nous n'avons pas examiné ces espèces et par conséquent nous ne pouvons rien en dire. Mais il est utile de constater que dans le cas où on n'a pu mettre en évidence la fusion entre les organes initiaux qui doit être suivie de près par la fusion des noyaux, on a cru trouver une fusion des noyaux par paire dans l'*archicarpe*.

A titre d'indication nous rappelons que M. F. Moreau a aussi étudié ce Champignon. [*Aspergillus* (= *Eurotium*) *repens* de Bary]. Il a examiné l'ascogone et son évolution ultérieure et constaté (109, p. 100) : « Nous n'avons rencontré aucune fusion de noyaux à ce stade ». D'après lui (109, pp. 100-101) : « L'histoire du périthèce d'*Aspergillus repens* comporte donc une seule fusion de noyaux qui précède immédiatement la formation des ascospores ; la fusion nucléaire qui autrefois avait lieu dans les gamétanges, après leur union a subi un retard et a été repoussée jusque dans les asques.

Une autre espèce d'*Aspergillus* encore indéterminée nous a fourni les mêmes résultats.

La reproduction sexuelle de ces deux espèces présente donc les caractères essentiels de l'*Eurotium herbariorum*, décrit par Dangeard (1906) ».

Pourtant nous avons été obligé de rappeler ici ces assertions parce que nous avons trouvé chez *Xylaria polymorpha* quelque chose de semblable à ce que Miss Dale trouva en étudiant *Aspergillus repens*. Dans les jeunes articles de l'*Hyphe* de Woronin les noyaux sont assez petits et à peu près de la même grandeur. Ils possèdent un aspect homogène, parce qu'ils se présentent comme des points très chromophiles qui peuvent posséder une hyalosphère à peine visible (fig. 1, 2, Pl. XVII). Plus tard on peut constater que certains de ces noyaux sont devenus plus grands que les autres (fig. 3, 4, 5, Pl. XVII). La figure 6, pl. XVII, représente un article dans lequel on peut voir des noyaux de différentes grandeurs. Comme nous l'avons déjà indiqué, on peut trouver de temps à autre dans certains articles deux noyaux très rapprochés (fig. 7, Pl. XVII). Plus tard, on trouve dans les articles à côté des petits noyaux ordinaires, de très grands noyaux qui possèdent un grand nucléole et un réseau chromatique (fig. 8, Pl. XVII). De pareils stades semblent être favorables à une interprétation analogue à celle de Miss Dale à propos de *Aspergillus repens*. Nous avons examiné une grande quantité de préparations sans pouvoir constater franchement une fusion entre deux noyaux qui ont été rapprochés l'un de l'autre. Cependant ce fait n'exclut pas *a priori* la possibilité que la fusion se produise à un certain moment. Mais le fait seul qu'il existe un rapprochement entre les noyaux ne suffit pas pour tirer la conclusion qu'il y a nécessairement une fusion. Il n'est pas rare de trouver des cas où sont réunis plus ou moins étroitement non seulement deux noyaux mais quatre (voir fig. 2, 9, 10, 11 ; Pl. XVII). Ce rapprochement des noyaux peut exister avant comme après

le changement de leur aspect. Comment se produit cet agrandissement des noyaux ? Nous allons essayer de répondre à cette question. D'abord on constate que les noyaux deviennent plus grands, mais ils présentent toujours un aspect homogène. A un moment donné on voit apparaître dans le voisinage de chaque noyau un petit point bien coloré (fig. 12, Pl. XVII). Nous avons montré chez *Ascoidea rubescens* que les noyaux se présentent sous cet aspect après la mitose dans les hémiasques. Le petit point à côté des noyaux doit être interprété comme un centrosome. Il est difficile de se prononcer définitivement à cet égard d'autant plus que nous n'avons pas trouvé les stades intermédiaires permettant d'établir la succession exacte. Malgré cela les préparations examinées nous donnent une idée de l'évolution de ces noyaux. Les noyaux deviennent bientôt plus grands et entourés d'une hyalosphère (fig. 9, 10, 13 ; Pl. XVII). Ces noyaux augmentent encore leur volume tandis que leur contour devient plus ou moins elliptique et qu'il apparaît un réseau chromatique (fig. 8, 11, 14 ; Pl. XVII). Les noyaux méritent d'être examinés avec la plus grande attention à ce stade, car le réseau chromatique peut présenter différents aspects. Un des aspects des plus intéressants est celui où la masse chromatique forme un peloton (fig. 15, 16, Pl. XVII). A ce moment-là, si la préparation est légèrement surcolorée, on a l'impression qu'il s'agit de deux noyaux qui sont en voie de se fusionner (fig. 16, Pl. XVII). Mais en examinant attentivement de telles préparations on remarque tout de suite qu'un de ces globules est coloré plus fortement que l'autre. Le premier a un pourtour régulier, ce qui n'est pas le cas de l'autre, dans lequel on peut remarquer en outre quelques granules plus foncés. Ceci nous permet de distinguer le nucléole de la masse chromatique et par conséquent on arrive à une certitude dans l'appréciation de pareilles préparations. C'est pour cela que nous pouvons dire qu'il n'existe pas à ce niveau une fusion entre les noyaux.

La figure 17, pl. XVII, n'est pas facile à interpréter. On y voit un de ces grands noyaux tout à fait homogènes. C'est peut-être un noyau qui est semblable à ceux qu'on voit représentés dans la figure 16 de la même planche ; seulement il n'est pas bien différencié. Les figures 18, 19, 20, 21 ; pl. XVII, représentent le commencement de la mitose. A un stade qui est incontestablement plus avancé que ceux que nous avons décrits, les articles contiennent un nombre plus élevé de noyaux plus petits (fig. 22, Pl. XVII). Sans doute les noyaux ont traversé une période de grande activité qui se manifeste par leurs divisions successives. On a l'impression que l'agrandissement des noyaux correspond à un stade préparatoire dans lequel on voit augmenter la quantité de matière chromatique nécessaire pour une série ininterrompue et rapide de mitoses qui fournit la quantité de noyaux relativement élevée nécessaire à la transformation de ces articles.

L'aspect de ces petits noyaux est exactement le même que celui qu'on trouve dans les jeunes articles. Pendant l'agrandissement des noyaux un certain nombre d'eux semblent toujours garder leur aspect primordial (fig. 4, 8, 11, Pl. XVII). On peut se demander si ces noyaux sont dégénérés ou seulement retardés dans leur évolution. D'après tout ce que nous avons vu jusqu'à présent, on peut dire que leur aspect seul ne suffit pas à établir une conclusion décisive en faveur de fusions entre ces noyaux.

L'origine des hyphes ascogènes et la formation des asques. — A un moment donné on remarque que les articles de l'*Hyphe de Woronin* commencent à former des hyphes qui ressemblent d'abord aux hyphes végétatives qui les entourent. C'est le stade initial de la désagrégation de ces articles. Mais il ne faut pas croire qu'il s'agit ici d'une dégénérescence de cette formation.

Dans la figure 2, pl. XVIII, on voit comment se présente à peu près la structure du périthèce à ce moment. Il est

difficile de concevoir comment les asques peuvent se former à l'intérieur du périthèce ainsi constitué si l'on tient compte de l'aspect qu'il présente quand il est mûr. Pour cela il faut qu'il se produise un remaniement profond de sa



Fig. 18. — *Xylaria polymorpha*. Structure transitoire des tissus provenant de l'Hyphe de Woronin.

structure permettant aux futurs asques de se développer. C'est ce qui s'accomplit effectivement.

La figure 18 pag. 113 représente un stade de cette transformation. Les hyphes végétatives qui remplissaient jusqu'alors la cavité centrale du périthèce ont disparu. On trouve au milieu un tissu amorphe composé de cellules qui ne sont pas bien définies en ce sens que leurs membranes ne sont pas précises. Il n'y a pas de limites bien

nettes, tout est flou, et on a l'impression qu'à ce moment là, il s'opère un grand remaniement des éléments ascogènes provenant de l'ascogone. Par contre les noyaux sont très nets, ce qui nous indique qu'il n'y a pas dégénérescence, mais simplement transformation. Cet état mal défini ne tarde pas à trouver son équilibre dans une structure nouvelle qui est tout à fait différente de celle qui la précédait.

En réalité, on remarque un peu plus tard la formation de grandes cellules à partir de la base du périthèce. Ces grandes cellules possèdent plusieurs noyaux. Elles forment un tissu avec les cellules qui proviennent de l'*Hyphe de Woronin*. Nous insistons particulièrement sur l'origine double de ce tissu, parce que les hyphes ascogènes proprement dites vont précisément naître dans ce tissu.

Nous avons déjà indiqué qu'on a prétendu à plusieurs reprises dans les anciens travaux, que les asques proviendraient des cellules végétatives. Cette assertion a pu naître à la suite de la difficulté qu'il y a à suivre pas à pas toutes les phases du développement de l'ascogone et à révéler les structures différentes qui se succèdent. Nous croyons avoir assez insisté sur ce point pour qu'on puisse se rendre compte que le tissu cellulaire qui remplit à ce moment la cavité centrale du périthèce n'est pas d'origine purement végétative.

A un moment donné, on trouve parmi ces cellules l'origine même des hyphes ascogènes. Ce sont de petites cellules très colorées à noyaux bien visibles. Elles naissent isolées ou réunies en petits bouquets comme on peut le voir dans les préparations obtenues par des coupes perpendiculaires à la base du périthèce (Pl. XIX). Dans ces préparations, comme dans celles qui proviennent de coupes parallèles à la base du périthèce (Pl. XX, fig. 1), on remarque de temps en temps des crochets quoique dans le premier cas on les voit plus fréquemment que dans le second.

La région où les hyphes ascogènes commencent à se former est composée de cellules un peu plus petites que celles qui se trouvent au-dessus ou au-dessous de cette région.

On constate bientôt que la partie inférieure de ce tissu composé de grandes cellules comme la partie supérieure commence aussi à se désorganiser. Par contre, les hyphes ascogènes se ramifient et donnent naissance aux asques. A la suite de cette désorganisation progressive, l'assise génératrice des hyphes ascogènes descend vers les parois du périthèce. On trouve dans la région basale du périthèce les ramifications des hyphes ascogènes qui ont donné naissance aux asques qui, en ce moment là, sont en voie de former les ascospores (Pl. XX, fig. 2). A la suite de la fusion dangeardienne dans les jeunes asques, se forme le noyau double, qui après trois bipartitions successives donne huit noyaux autour desquels les ascospores s'organisent à la façon décrite par Harper. Les ascospores mûres possèdent un sillon germinatif comme dans toutes les espèces du genre *Xylaria*. Quant aux asques, ils semblent en ce moment être attachés directement aux parois du périthèce.

CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES ET CONCLUSIONS

Dans la deuxième partie de ce travail nous avons exposé le développement des quatre espèces différentes qui appartiennent à la classe des Ascomycètes. Ce sont : *Ceratostomella piceae*, *Cordyceps militaris*, *Nummularia Bulliardi* et *Xylaria polymorpha*. Nous ne voulons pas énumérer ici tous les résultats que nous avons obtenus au cours de nos recherches, mais nous allons montrer quelles sont les idées générales qu'on peut dégager de ce travail.

D'abord, l'étude de ces espèces nous a montré que les idées formulées par P.-A. Dangeard à propos des Ascomycètes à périthèces simples, sont également applicables aux Ascomycètes à périthèces composées.

Nous savons ensuite que la question du développement des Ascomycètes est intimement liée aux problèmes de la sexualité et de la filiation de ces organismes. C'est précisément pour cela que nous avons mis en tête de notre travail *Ascoidea rubescens*. Cette espèce est particulièrement apte à nous suggérer des idées d'ordre général sur la filiation et la sexualité des Ascomycètes. Dans l'introduction nous avons déjà dit qu'il n'y a qu'un pas de la filiation à une classification naturelle. A la suite des considérations phylogénétiques à propos de *Dipodascus albidus* et *Ascoidea rubescens* exposées dans la première partie, nous avons défini les *Hemiasci* d'une manière tout à fait nouvelle. Aussi nous avons montré que le sac sporifère de ces Champignons est un hémiasque c'est-à-dire un asque qui est encore originairement polyénergide. Cet organe reproducteur est bien défini au même titre que l'asque et la ba-

side. C'est ainsi que nous croyons avoir contribué d'une manière efficace à la classification naturelle des Ascomycètes.

A notre avis une étude sur n'importe quelle espèce d'Ascomycètes est la bienvenue ; elle avancera nos connaissances sur les relations qui existent entre ces Champignons. De cette manière, nos idées vont devenir à cet égard beaucoup plus précises qu'elles ne le sont maintenant. Pour le moment, nous sommes encore obligé de nous servir copieusement des interpolations théoriques, faute d'observations positives suffisantes. Et il en sera ainsi jusqu'au moment où nous serons assez avancés dans l'étude du développement des Ascomycètes. Pourtant une chose paraît acquise dès maintenant : la formation libre des ascospores est le signe de parenté qui atteste l'origine commune de toutes les Ascomycètes. Ce mode de formation des ascospores est un legs des *Hemiasci* aux Ascomycètes. Il ne faut pas s'inquiéter de ne pas toujours trouver toutes les transitions désirables. Les faits acquis jusqu'à présent peuvent être opposés avec succès à tous les arguments des partisans d'une origine polyphylétique des Ascomycètes.

Nous allons maintenant aborder la question de la sexualité chez les Ascomycètes. D'abord nous constatons que la fin du xix^e siècle et le commencement du xx^e siècle ont marqué une époque dans l'investigation de la sexualité de ces Champignons. Cela coïncide avec la généralisation de l'emploi des méthodes histologiques en mycologie. Depuis lors, on a fait beaucoup de recherches et exprimé pas mal d'opinions. Mais si l'on y regarde de près on constate qu'on peut ramener toutes ces opinions aux trois hypothèses principales, établies par Harper, P.-A. Dangeard et Claussen. Il est nécessaire ici d'entrer dans quelques détails, parce que si nous avons été amené à la suite de nos recherches à prendre résolument position en faveur de la théorie de P.-A. Dangeard, on peut nous opposer autant de travaux qui semblent donner raison à Harper ou à Claussen.

Pour montrer les différences principales entre ces théories, nous allons exposer le cas de *Pyronema confluens*, qui nous paraît un exemple de choix pour un examen théorique de ce genre. Ce Champignon, comme aussi les espèces voisines ont été étudiés à maintes reprises par de nombreux auteurs. (De Bary, Brown, Claussen, P.-A. Dangeard, Harper, Kihlmann, M. et Mme F. Moreau, Robinson, Tandy, Van Tieghem, Tulasne). Nous exposerons ici seulement les résultats obtenus par Harper, Dangeard, et Claussen parce que les résultats fournis par ces auteurs sont à l'origine des hypothèses les plus connues sur la sexualité des Ascomycètes. Les résultats obtenus par Harper et Dangeard sont diamétralement opposés tandis que le résultat obtenu par Claussen apparaît comme un compromis entre ces deux conceptions.

Nous rappelons brièvement qu'au début de la formation des corps fructifères on trouve des rosettes chez *Pyronema*. Ce sont les organes initiaux constitués par des organes qu'on appelle d'ordinaire anthéridies et oogones. Chaque oogone a un trichogyne au moyen duquel il se met en rapport avec l'anthéridie. Harper affirme que le contenu de l'anthéridie pénètre dans l'oogone où a lieu la copulation des noyaux par paires. P.-A. Dangeard, en se basant sur ses propres recherches, affirme qu'il n'y a aucun passage du contenu d'un organe initial à l'autre ; enfin Claussen est convaincu que le contenu de l'anthéridie se déverse dans l'oogone. Les noyaux mâles se mettent en contact avec les noyaux femelles et forment les synkaryons.

Nous n'avons pas à chercher les causes expliquant que ces trois auteurs aient obtenu des résultats si différents. Nous n'avons pas non plus en vue de les concilier. Il nous suffit de constater ces différences parce qu'elles sont très caractéristiques.

D'après M. P.-A. Dangeard, chez les Eumycètes l'acte sexuel est représenté par la caryogamie et c'est ce qu'on

nomme fusion "dangeardienne". P.-A. Dangeard a trouvé cette fusion dans tous les jeunes asques et dans les basides. Les recherches ultérieures ont confirmé ces observations à l'exception des cas où les asques et les basides sont parthénogénétiques. Ce phénomène s'explique d'ailleurs fort bien par la propre théorie sexuelle de ce savant. Les organes initiaux interprétés comme oogones et anthéridies sont considérés par P.-A. Dangeard comme les vestiges d'une ancienne sexualité. Ces organes d'après lui ont perdu leur fonction.

Par contre, Harper dans une série de travaux sur les différents Ascomycètes s'efforce de démontrer l'existence d'une caryogamie au commencement de la formation des corps fructifères. Les organes initiaux considérés par Dangeard comme les vestiges d'une ancienne sexualité sont pour lui de véritables anthéridies et oogones, donc des organes en pleine fonction. Lui aussi a observé la fusion des noyaux dans l'asque, mais il donne à ce phénomène une autre interprétation, Il considère cette deuxième fusion comme un phénomène purement végétatif moyennant lequel l'équilibre se maintient entre le noyau et le plasma. Voilà une curieuse application du rapport nucléoplasmatique de R. Hertwig. A la suite de ces doubles fusions le noyau unique de l'asque contient $4n$ chromosomes. Si le fait existait réellement, il serait unique en sexualité générale. A propos de cette manière de voir on peut formuler de nombreuses objections, mais nous nous contenterons de dire que ces conceptions perdent chaque jour du terrain. Il est équitable de dire que l'opinion de Harper a été partagée par certain nombre d'auteurs. Les détails et les informations plus complète à ce sujet se trouvent exposés dans un livre récent : *The Structure et Developpment of the Fungi* by H. C. J. Gwynne-Vaughan and B. Barnes. Cambridge 1927 (77).

Quant à la théorie de Claussen, elle paraît être en vogue en ce moment. En France même, cette théorie a des adeptes

fervents. Il nous suffit de citer le nom d'un savant mycologue, M. Ch. Killian. Nous allons nous occuper ici de cette théorie parcequ'on lui attribue très souvent une importance qu'elle ne possède pas en réalité.

La théorie de Claussen a son origine dans les travaux sur *Pyronema confluens*. Est-ce une technique insuffisante qui a fait d'abord de Claussen un chaud partisan de la théorie d'Harper ou est-ce seulement l'influence d'idées préconçues ? Nous ne le savons pas. Quoi qu'il en soit Claussen a changé d'opinion depuis ce temps et c'est ainsi qu'a pris naissance sa théorie telle que nous la connaissons aujourd'hui. On peut la résumer brièvement ainsi. L'acte sexuel chez les Ascomycètes supérieurs est représenté par le mélange complet des contenus des deux cellules à la suite d'une copulation. Cette copulation se trouve située au niveau des organes initiaux des périthèce. A la suite de ce phénomène ils se forment plus tard les synkaryons c'est-à-dire les rapprochements par paires de noyaux mâles et de noyaux femelles qui vont se fusionner dans les asques. C'est la fécondation. Autrement dit, nous avons ici une plasmogamie et une caryogamie.

Voilà comment M. P.-A. Dangeard a apprécié la question de la plasmogamie (35, pag. 309) : « ...en admettant l'hypothèse d'une fécondation protoplasmique nous sommes dans l'impossibilité d'en fixer la place : *il serait en tout cas plus vraisemblable de la situer au moment de l'union des noyaux que de la placer avant les divisions nucléaires qui ont précédé la fécondation.*

En reportant ces données aux Ascomycètes, on voit que ni la perforation, ni le passage de protoplasma et de noyaux d'un organe dans l'autre, ne permettent de séparer la fécondation protoplasmique de la fécondation nucléaire : *si on admet par simple hypothèse une fécondation protoplasmique, il est plus vraisemblable de la placer dans les diplogamètes au niveau de la fécondation nucléaire que de la situer au niveau des fusions cellulaires* ».

Malgré cela, Killian considère que la théorie de Claussen dispute la place à la théorie de Dangeard. Voilà la quintessence de ce que Killian a trouvé opposer, à propos des Ascomycètes, à M.P.-A. Dangeard (94, pag. 226-227) : « Nous opposons aux thèses de M. Dangeard la preuve évidente que chez un nombre d'*Ascomycètes* supérieurs les organes sexuels peuvent fonctionner ; la formation de la génération binucléée retardant la fusion des noyaux, aurait comme but d'augmenter l'effet de la fécondation ».

Mais cette objection n'a pas la portée supposée par Killian. Evidemment suggestionné par la théorie de Claussen, admettant une disjonction des phénomènes sexuels en plasmogamie et caryogamie, Killian a fait fausse route dans l'interprétation de la sexualité chez les Ascomycètes, qui consiste en réalité dans la caryogamie c'est-à-dire dans la fusion de deux gamètes réduits à l'état d'énergides sexuelles. Il proclame (94, pag. 190) : « ...le *Dipodascus* et l'*Endomyces Magnusii* ont un intérêt tout particulier... » étant donné qu' « ...une première différenciation du sexe s'établit entre eux, telle qu'elle se trouve régulièrement chez les *Ascomycètes* supérieurs ». Il faut préciser les choses. La question doit être posée ainsi : Faut-il voir dans le mélange du contenu de deux cellules, même là où il existe sans aucun doute, une fécondation par plasma ou non et ce mélange du contenu de deux cellules est-il nécessaire pour la fécondation ? Pour répondre à ces questions il faut remonter à l'origine de la sexualité. P.-A. Dangeard a montré : « Que la sexualité s'est établie chez les êtres vivants de la manière suivante. L'espèce se multipliait par des sporanges, c'est-à-dire par des sacs, à l'intérieur desquels le protoplasme se fragmente en un nombre variable de corpuscules reproducteurs ; ceux-ci, désignés sous le nom de zoospores, sont le point de départ de nouveaux individus. A un moment donné de l'évolution, il est arrivé qu'après un certain nombre de sporulations, les zoospores n'avaient plus

l'énergie suffisante pour développer un nouvel individu ; il leur a fallu s'unir par deux en fusionnant leurs noyaux pour retrouver l'énergie nécessaire à la continuation du développement.

A partir de ce moment, on pouvait distinguer des zoospores et des gamètes, des sporanges et des gamétanges (fig. 1 = 19 de notre texte page. 123) ; le gamétange

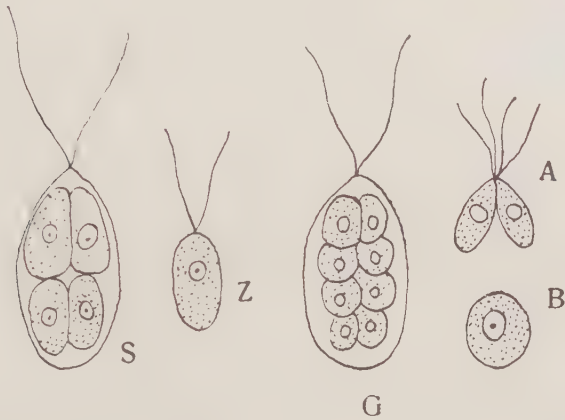


Fig. 19.—Sporanges S. Gamétanges G. Zoospores Z. Copulation des gamètes A B dans une Chlamydomonadinée (d'après P.-A. Dangeard).

n'était autre chose qu'un sporange à zoospores affaiblies.

Chez les Siphomycètes, la reproduction sexuelle n'échappe pas à ce schéma ; il y a des sporanges et des gamétanges ; mais les gamètes qui chez les Chlamydomonadinées effectuent normalement leur copulation en dehors des gamétanges, sont immobiles chez la plupart des Champignons inférieurs ; ils restent dans les gamétanges, et leur union ne peut s'opérer qu'au moyen d'une anastomose qui fait communiquer les gamétanges ; l'anastomose, en elle-même, n'a aucun caractère sexuel » (32, pag. 150).

Constatons d'abord que les gamètes individualisés sont en réalité les cellules complètes. Pendant la fécondation il n'y a pas de fusion des noyaux sans mélange du plasma. On peut parler dans ce cas d'une caryogamie et d'une

plasmogamie, ces phénomènes coïncidant dans le mélange intime du contenu de deux cellules. Mais dès que les gamètes restent dans les gamétanges où ils sont réduits à l'état d'énergides sexuelles, il existe deux possibilités :

1. Les gamétanges doivent entrer en communication et mélanger leur contenu pour mettre en présence les gamètes qui vont se fusionner.
2. La mise en présence des gamètes est assurée d'une autre manière.

La communication entre les gamétanges est une acquisition secondaire, comme nous venons de voir, mais qui peut manquer dans le second cas.

Par conséquent le mélange du contenu de deux cellules n'est pas indispensable à la fécondation qui existe en réalité dans l'union des énergides et non plus dans l'union des cellules parce que les gamètes sont réduits à l'état d'énergides sexuelles.

Ces deux phénomènes peuvent encore coïncider dans certain cas l'un avec l'autre, mais il ne faut pas les confondre.

En ce qui concerne les *Hemiasci* et les Ascomycètes, nous dirons tout de suite que nous croyons bien que la mise en contact de deux gamétanges peut être un fait de la plus haute importance pour une espèce déterminée. Malgré cela il ne faut pas attribuer à ce phénomène une importance exagérée. Prenons l'*Endomyces Magnusii* de tout à l'heure. Il y a deux modes de formation de l'asque chez ce Champignon. Ou bien l'asque se forme à la suite d'une fusion des gamétanges, ou les asques sont parthénogénétiques. Nous trouvons le même état de choses un peu partout chez les Endomycétées. Voyons ce qui se passe quand les asques de ce Champignon se forment à la suite d'une copulation. Pour celui qui n'a pas d'idées préconçues il est clair qu'il s'agit ici de deux phénomènes différents qui coïncident l'un avec l'autre. Ce sont :

1. La fusion des rameaux copulateurs au moyen de

laquelle s'effectue la mise en présence des énergides sexuelles.

2. La fusion de ces deux énergides dont la manifestation visible est la fusion des noyaux.

C'est la coïncidence de ces deux phénomènes qui n'a pas permis de saisir clairement l'importance de la caryogamie. C'est pour cela qu'il nous semble que le choix des Endomycétées est mauvais pour résoudre cette question de même que celui des Ascomycètes supérieurs parce que chez ces Champignons il y a déjà une complication secondaire à la suite de l'apparition des hyphes ascogènes. Il faut remonter à l'origine même des Ascomycètes pour en étudier les manifestations sexuelles.

Nous pouvons dire aujourd'hui que contrairement à ce que pense Killian, *Dipodascus albidus* n'est pas une variation polynucléée d'*Endomyces*. Il n'y a pas lieu d'admettre qu'il s'agit chez *Dipodascus* d'une modification secondaire. Son asque ne se distingue pas essentiellement de celui des autres Ascomycètes par le grand nombre des spores qu'il contient. On n'a pas compris que le caractère essentiel de *Dipodascus* consiste dans le fait qu'il possède les hémiasques, c'est-à-dire les asques qui sont originellement polyénergides.

Dans la première partie de notre travail nous avons trouvé que les *Hemiasci* sont les ancêtres des Ascomycètes. Ce groupe est composé de deux genres : *Dipodascus* et *Ascoidea*. Chez le *Dipodascus* il y a une fusion entre les gamétanges qui est suivie de près par la fusion de deux gamètes privilégiés. Tout le monde a été d'accord pour admettre qu'il s'agissait ici d'un acte sexuel. Comment faut-il interpréter le phénomène sexuel chez ce Champignon ? Nous aurons une réponse satisfaisante en comparant la reproduction sexuelle de *Dipodascus* avec celle de *Ascoidea*.

Nous avons montré que la reproduction sexuelle chez *Ascoidea* est la même que chez *Dipodascus*, la seule diffé-

rence résidant dans l'union des gamètes réunis sous une même membrane dès le début. Par conséquent il n'y a pas de mélange entre les plasmas et les noyaux qui proviennent de deux cellules différentes. Si l'on ne veut pas accorder à la fusion des noyaux dans l'hémiasque de l'*Ascoidea* la valeur d'une fécondation, cela revient à nier une vérité évidente. On voit nettement ici que l'acte sexuel

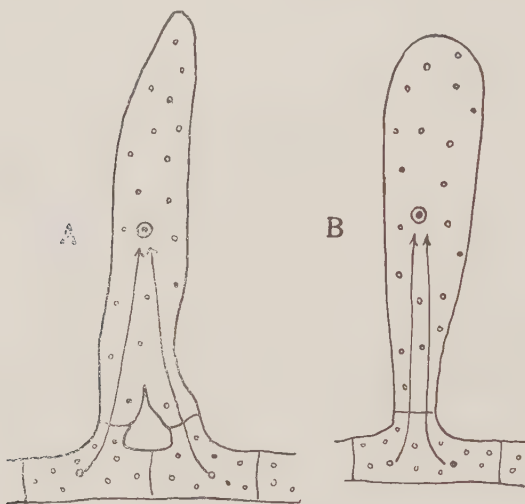


Fig. 20. — Origine des noyaux qui se fusionnent dans le sac sporifère de *Dipodascus albidus* (A) et d'*Ascoidea rubescens* (B).

est réduit à son essence même, c'est-à-dire à la fusion de deux gamètes qui sont réduits à l'état d'énergides sexuelles dont la manifestation visible consiste dans la fusion des noyaux, et s'il y a une plasmogamie, elle doit logiquement se produire à ce moment.

Nous répétons encore une fois que le mélange du contenu des deux cellules peut être un phénomène très important pour une espèce déterminée. Il met en présence les noyaux qui vont se fusionner (*Dipodascus* fig. 20, A; pag. 126). Mais cette mise en présence de deux noyaux peut être réalisée d'une autre manière. Pour cela il n'est

pas nécessaire qu'il y ait mélange du contenu de deux cellules (*Ascoidea*, fig. 20, B). C'est pour cela que nous ne pouvons pas accorder à ce phénomène une signification prépondérante. Au point de vue général il ne signifie pas grand chose puisqu'il peut manquer. Nous mentionnons encore les recherches récentes sur la prétendue plasgomanie chez les Exoascinées. Wieben a trouvé dans les cultures *in vitro* que les conidies produites par bourgeonnement peuvent se fusionner deux à deux. On a voulu voir dans cette fusion un acte sexuel. Le cas où se fusionnent plus de deux conidies (ce qui n'est pas rare), doit être étudié avec grand soin. On sait aussi qu'une ascospore seule est capable de fournir le mycélium binucléaire (P. Eftimiu, E. M. Martin). Cela nous indique qu'il n'est pas nécessaire d'attribuer une signification excessive à cette fusion. Nous ne pouvons que répéter ici ce que nous avons déjà dit à propos des *Hemiasci*. Au point de vue général cette fusion n'est pas un acte essentiel. La meilleure preuve en est qu'elle peut manquer et que cela n'altère nullement la reproduction sexuelle de ces Champignons. Il ne faut pas se laisser égarer par les détails d'ordre secondaire. Ainsi nous considérons comme tel ce phénomène qu'on appelle d'habitude plasmogamie chez Ascomycètes, ces Champignons pouvant très bien se passer de cet acte. Par contre la fusion dangeardienne est constante à rares exceptions près où elle est remplacée par la parthénogénèse, ce qui s'explique facilement par la même théorie.

Qu'on veuille bien tenir compte que ces idées se dégagent de l'étude des *Hemiasci*, donc de celles d'un groupe qui se trouve à la base de l'échelle phylogénétique des Ascomycètes et quand on tente d'expliquer les phénomènes sexuels chez ces Champignons il nous semble inutile de chercher des analogies équivoques parmi les animaux (Cyclops).

Nous pouvons tirer maintenant la conclusion suivante : L'étude du développement de l'*Ascoidea rubescens* et la comparaison avec *Dipodascus albidus* nous ont permis de

vérifier un des points principaux de la théorie émise par M. P.-A. Dangeard sur la sexualité des Ascomycètes, c'est-à-dire qu'il ne faut pas attribuer une importance exagérée au mélange du contenu des deux cellules. Ce qui importe c'est l'union des gamètes qui sont ici réduits à l'état d'énergides sexuelles et dont l'expression visible est la fusion des noyaux. Nous assistons ainsi à l'écroulement complet de l'hypothèse qui attribua au mélange du contenu de deux cellules la signification d'une plasmogamie, même si ce mélange existe en réalité comme c'est le cas chez *Dipodascus*.

Nous ne voulons pas alourdir outre mesure ces considérations théoriques mais il nous semble nécessaire d'attirer encore l'attention sur deux faits très significatifs, pour montrer que notre adhésion aux idées professées par M. P.-A. Dangeard est une nécessité logique, qui se dégage de nos propres recherches.

Ce savant a d'abord combattu l'hypothèse d'une dérivation phylogénétique des Ascomycètes à partir des Floridiées. Pour lui les Phycomycètes sont les ancêtres des Ascomycètes. Quant à l'asque c'est un œuf qui germe immédiatement en sporogone. Nous constatons que ces hypothèses sont les seules qui peuvent servir de base solide pour une explication rationnelle des hémiasques. Cela explique le fait que nous n'avons rien eu à renverser en donnant une nouvelle définition d'*Hemiasci* parce que nous considérons nous aussi le *Dipodascus* comme le prototype des Ascomycètes.

Ensuite, quand il explique l'évolution de la sexualité chez Ascomycètes il se sert de l'hypothèse que l'œuf peut se former aux dépens des gamètes d'un seul gamétange comme c'est le cas chez certaines algues. Il se sert de cette hypothèse pour nous en faire accepter une autre relative à la formation de l'œuf aux dépens des gamètes d'un même gamétophore. Mais laissons la parole à l'auteur lui-même (32, pag. 152-154) :

« D'un côté, nous voyons le sporange transformé en conidiophore ; l'ensemble des spores d'un conidiophore correspond aux spores d'un sporange.

Mais le gamétange, nous le savons, est l'équivalent d'un sporange, rien d'étonnant à ce qu'il ait subi une différenciation analogue et se soit développé en un gamétophore ; l'ensemble des gamètes du gamétophore correspond aux gamètes d'un sporange, c'est entre eux que doit s'effectuer la fécondation.

Si les deux gamétanges en présence s'étaient différenciés chacun en un gamétophore, avec gamètes s'unissant de l'un à l'autre, il n'y aurait pas eu la moindre difficulté dans l'interprétation ; la difficulté n'existe que parce que l'un des deux gamétophores seul s'est développé et que l'union des gamètes a lieu sur le même gamétophore.

L'objection tombe pourtant d'elle-même, lorsqu'on entre plus avant dans l'examen des faits.

Pour qu'il y ait formation d'un œuf, il n'est nullement nécessaire que les gamètes appartiennent à des gamétanges différents ; on connaît de nombreux exemples où la copulation s'effectue entre gamètes d'un même gamétange (*Ulotrix*, *Chlamydomonas*, etc.).

On est donc absolument autorisé à affirmer que l'œuf peut également se former aux dépens des gamètes d'un même gamétophore.

Prenons le *Dipodascus* de tout à l'heure : les noyaux de chaque gamétange proviennent fréquemment d'un même article : il est naturel de supposer que les deux noyaux copulateurs sont passés par un gamétange différent ; mais en quoi la sexualité serait-elle troublée, si par hasard ou autrement ces deux noyaux avaient suivi la même direction ? Le second gamétange n'aurait plus de rôle sexuel à remplir ; tout se bornerait à une question de nutrition, cet organe devenu inutile pourrait même disparaître sans inconvénient ; c'est ce qui est arrivé chez la plupart des *Ascomycètes*. »

Nous sommes d'accord avec ces explications, parce que l'étude de *Ascoïdea rubescens* nous a donné la preuve que chez les *Hemiasci*, l'œuf peut se former aussi aux dépens des gamètes d'un même gamétange. Alors les faits fournis par les recherches nouvelles s'harmonisent bien avec la théorie ; ils sont, pour ainsi dire prévus par elle. On voit alors pourquoi nous avons pris les idées de P.-A. Dangeard comme base de nos considérations théoriques. On apportera peut-être encore des détails nouveaux à ces idées, comme nous l'avons fait, mais le cadre général de l'évolution de la sexualité chez les Champignons restera malgré cela intact. On comprend alors pourquoi les noyaux se fusionnent dans les asques et non pas ailleurs et que la fusion dangeardienne correspond à la fécondation qui est l'essence même de la reproduction sexuelle. Voilà encore une corroboration significative de sa théorie.

Pour terminer nous dirons qu'on a pu s'apercevoir que l'étude de l'*Ascoïdea* nous a fourni les meilleures raisons de nous rallier aux idées de M. P.-A. Dangeard. Une confirmation de sa théorie nous est venue d'un côté que lui-même n'a pas soupçonné jadis. Pour corroborer cette affirmation il nous suffit d'emprunter quelques passages à son mémoire intitulé : « Recherches sur le développement du périthèce chez les Ascomycètes » (32). On trouve à la page 132-133 ce qui suit : « Un point restait obscur aussi bien pour nous que pour nos adversaires : certains genres réunis fréquemment sous le nom d'*Hemiasci*, comme les *Taphridium*, les *Ascoïdea*, les *Protomyces*, sont dépourvus de périthèce : on ne peut leur attribuer ni archicarpes ni anthéridies ; mais on ne trouve pas davantage de fusion nucléaire à l'origine de l'asque. La difficulté a été résolue par l'étude du nouveau genre *Protascus*, un des nombreux parasites de l'Anguillule ; l'asque, dans les *Hemiasci*, dérive du sporange asexuel ». Et à la page 256 on peut lire : « Nous avons précisément découvert un genre nouveau qui présente ces caractères de transition très marqués, dont

tous les caractères sont encore ceux d'une Chytridiacée et qui cependant est un *Hemiasci*, par ses spores immobiles ; il se place naturellement à la base de cette section, qui comprendra ainsi les genres *Protascus*, *Protomyces*, *Taphridium*, *Ascoidea* ; d'autres genres viendront sans doute se joindre à ceux-ci plus tard et permettre de se faire une idée plus exacte et plus complète de l'évolution du thalle dans cette section ; mais nous n'en connaissons pas d'autres pour l'instant, les Thélébolées ayant fait retour aux Ascomycètes ».

Ajoutons que nos résultats sur l'*Ascoidea* permettent d'envisager sous un jour nouveau et différent la famille des *Hemiasci*.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1. ASHBY (S. F.) and NOWELL (W.). — The Fungi of Stigmatomycosis (*Annals of Botany*, vol. XL, p. 69, 1926).
2. ATKINSON (G. F.). — Phylogeny and Relationships in the Ascomycetes (*Annals of the Missouri Botanical Garden*, vol. II, p. 315, 1915).
3. — The genus *Endogone* (*Mem. Brooklyn. Bot. Garden*, vol. I, p. 1, 1918).
4. BARY (A. de). — Ueber die Fruchtentwicklung der Ascomyceten. Leipzig, 1863.
5. — Morphologie und Physiologie der Pilze, Flechten und Myxomyceten. Leipzig, 1866.
6. — Vergleichende Morphologie und Biologie der Pilze Mycetozen und Bacterien. Leipzig, 1884.
7. BENSAUDE (M.). — Recherches sur le Cycle évolutif et la Sexualité chez les Basidiomycètes (Thèse, Paris. Nemours, 1918).
8. BLACKMAN (V. H.). and FRASER (H. C. J.). — On the Sexuality and Development of the Ascocarp in *Humaria granulata*, Quel. (*Proceed. Royal Society. London*, vol. LXXVII, p. 354, 1906).
9. BREFELD (O.). — Untersuchungen aus dem Gesamtgebiete der Mykologie (*Botanische Untersuchungen über...*, vol. 1-15, 1872-1912).
10. BROWN (H. B.). — Studies of the Development of *Xylaria* (*Annales Mycologici*, vol. XI, p. 1, 1913).
11. BROWN (W. H.). — Nuclear Phenomena in *Pyronema confluens* (*Johns Hopkins Univ. Circular*, 1909).
12. — The Development of *Pyronema confluens* var. *inigneum* (*Amer. Journ. of Bot.*, vol. II, p. 289, 1915).
13. BUCHÖLTZ (F.). — Über die Befruchtung von *Endogone lactiflua* Berk. (*Annales Mycologici*, vol. 9, p. 329, 1911).
14. — Beiträge zur Kenntnis der Gattung *Endogone* Link. (*Beihefte zum Botan. Centralblatt*, Bd. 29, 11 Abt, p. 147, 1912).
15. BÜREN (G.). — Die schweizerischen Protomycetaceen mit besonderer Berücksichtigung ihrer Entwicklungsgeschichte und Biologie (*Beiträge zur Kryptogamenflora der Schweiz*, Bd. V, Heft I, 1915).
16. CAYLEY (D. M.). — Sex in Fungi (*Nature*, vol. 125, n° 3153, 1930).
17. CHAMBERLAIN (Ch. J.). — Methods in plants Histology (Chicago, 1928).

18. CLAUSSEN (P.). — Zur Entwicklungsgeschichte der Ascomyceten. Boudiera (*Botanische Zeitung, Jahrg.* 1905, Heft : I, II ; tiré à part).
19. — Über neuere Arbeiten zur Entwicklungsgeschichte der Ascomyceten (*Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft, Generalversammlungsheft*, Bd. 24, p. 586, 1906).
20. — Zur Entwicklungsgeschichte der Ascomyceten. *Pyronema confluens* (*Zeitschrift für Botanik*, Bd. IV, p. 1, 1912).
21. — Fortpflanzung im Pflanzenreiche (*Die Kultur der Gegenwart*, Teil III, Abt IV, 1, p. 479, 1915).
22. — COOKE (M. C.). — Vegetables Wasps and Plant Worms. London, 1892.
23. DALE (E.). — On the Morphology and Cytology of *Aspergillus repens* de Bary (*Annales Mycologici*, vol. VII, p. 215, 1909).
24. DANGEARD (P.-A.). — La reproduction sexuelle des Ascomycètes (*Le Botaniste*, série IV, p. 21, 1894).
25. — La reproduction sexuelle dans le *Sphaerotheca castagnei* (*Le Botaniste*, série V, p. 27, 1896-1897).
26. — Second mémoire sur la reproduction sexuelle des Ascomycètes (*Le Botaniste*, série V, p. 245, 1896-1897).
27. — L'influence du mode de nutrition dans l'évolution de la plante (*Le Botaniste*, série VI, p. 1, 1899).
28. — Mémoire sur les Chlamydomonadinées ou l'histoire d'une cellule (*Le Botaniste*, série VI, p. 65, 1899).
29. — La reproduction sexuelle des champignons. — Etude critique (*Le Botaniste*, série VII, p. 89, 1900).
30. — Programme d'un essai sur la reproduction sexuelle (*Le Botaniste*, série VII, p. 263, 1900).
31. — Nutrition ordinaire, nutrition sexuelle et nutrition holophytique (*Le Botaniste*, série VIII, p. 59, 1901).
32. — Recherches sur le développement du périthèce chez les Ascomycètes (*Le Botaniste*, série IX, p. 57, 1903).
33. — L'évolution de la Sexualité générale (*La Revue des Idées*, n° 37, 1907. Tiré à part).
34. — Recherches sur le développement du périthèce chez les Ascomycètes. Deuxième partie (*Le Botaniste*, série X, p. 1, 1907).
35. — La reproduction sexuelle envisagée dans sa nature, dans son origine et dans ses conséquences (*Le Botaniste*, série XIII, p. 285, 1913-1914).
36. — Sur la distinction du chondriome des auteurs en vacuome, plastidome et sphérome (*Comptes rendus de l'Académie des Sciences*, Paris, t. 169, p. 1005, 1919).
37. — Plastidome, Vacuome et Sphérome dans *Selaginella Kraussiana* (*Comptes rendus de l'Académie des Sciences*, Paris, t. 170, p. 301, 1920).
38. — La structure de la cellule végétale dans ses rapports avec la

- théorie du chondriome (*Comptes rendus de l'Académie des Sciences*, Paris, t. 173, p. 120, 1921).
39. — Sur la nature du sphérome dans la cellule végétale (*Comptes rendus de l'Académie des Sciences*, Paris, t. 173, p. 1038, 1921).
 40. — Sur la reproduction sexuelle chez le *Marchantia polymorpha* dans ses rapports avec la structure cellulaire (*Comptes rendus de l'Académie des Sciences*, Paris, t. 178, p. 267, 1924).
 41. — La nouvelle terminologie des éléments cellulaires (Recherches sur les Tubercules radicaux des Légumineuses). (*Le Botaniste*, série XVI, p. 16, 1926).
 42. DANGEARD (P.-A.) et KIN (Chou-Tsang). — Recherches sur les formations cellulaires contenues dans le cytoplasme des Péronosporées (*Comptes rendus de l'Académie des Sciences*, Paris, t. 182, p. 1256, 1926).
 43. DEANGEARD (P.). — Recherche sur l'appareil vacuolaire dans les végétaux (*Le Botaniste* série XV, p. 1, 1923).
 44. DAVIS (B.-M.). — The relationships of sexual organs in plants (*Botanical Gazette*, vol. XXXVIII, p. 241, 1904).
 45. DODGE (B.-O.). — The morphological relationships of the Florideae and the Ascomycetes (*Bulletin of the Torrey Botanical Club*, vol. XLI, p. 157, 1914).
 46. DOP (P.) et GAUTIÉ (A.). — Manuel de technique botanique. Paris, 1928.
 47. EFTIMIU (P.). — Contribution à l'étude cytologique des Exoascées (*Le Botaniste*, série XVIII, p. 1, 1927).
 48. ELLIOTT (J. A.). — A cytological study of *Ceratostomella fimbriata* (E. et H.) Elliott (*Phytopathology*, vol. XV, p. 417, 1925).
 49. ENGLER (A.) und PRANTL (K.). — Die natürlichen Pflanzenfamilien. Teil I, Abteilung I, 1897).
 50. ERRERA (L.). — L'épiplasme des Ascomycètes et le glycogène des végétaux (Thèse. Bruxelles, 1882).
 51. FAULL (J. H.). — Development of the Ascus and Spore Formation in Ascomycetes (*Proceed. Boston Soc. Nat. Hist.*, vol. XXXII, p. 77, 1905).
 52. — The Cytology of the Laboulbeniales (*Annals of Botany*, vol. XXV, p. 649, 1911).
 53. — The Cytology of *Laboulbenia chaetophora* and *L. Gyrinidarum* (*Annals of Botany*, vol. XXVI, p. 325, 1912).
 54. FISCH (C.). — Beiträge zur Entwicklungsgeschichte einiger Ascomyceten (*Botanische Zeitung*, vol. XL, p. 850, 875, 899, 1882).
 55. FISCHER (Ed.). — Pilze (*Handwörterbuch der Naturwissenschaften*, Bd. VII, p. 880, 1912).
 56. — Fortpflanzung der Gewächse (Pilze) (*Handwörterbuch der Naturwissenschaften*, Bd. IV, p. 179, 1913).
 57. FITZPATRICK (H. M.). — The Lower Fungi (Phycomycetes). New-York-London, 1930.

58. FRASER (H. C. J.). — On the Sexuality and Development of the Ascarp in *Lachnea stercorea*, Pers. (*Annals of Botany*, vol. XXI, p. 349, 1907).
59. — Contributions to the Cytology of *Humaria rutilans*, Fries. (*Annals of Botany*, vol. XXII, p. 35, 1908).
60. FRASER (H. C. J.) and BROOKS (W. E.). — Further studies on the Cytology of the Ascus (*Annals of Botany*, vol. XXIII, p. 537, 1909).
61. FRASER (H. C. J.) and CHAMBERS (H. S.). — The morphology of *Aspergillus herbariorum* (*Annales Mycologici*, vol. V, p. 419, 1907).
62. FÜSTING (W.). — Zur Entwicklungsgeschichte der Pyrenomyceten (*Botanische Zeitung* vol. XXV, p. 177, 1867).
63. — Zur Entwicklungsgeschichte der Pyrenomyceten (*Botanische Zeitung*, vol. XXV, p. 305, 1867).
64. GÄUMANN (E.). — Vergleichende Morphologie der Pilze. Jena, 1926.
65. GUILLIERMOND (A.). — Contribution à l'étude de la formation des asques et de l'épiplasme des Ascomycètes (*Revue générale de Botanique*, t. XVI, p. 49, 1904).
66. — Recherches cytologiques et taxonomiques sur les Endomycétées (*Revue générale de Botanique*, t. XXI, p. 353, 1909).
67. — La sexualité chez les Champignons (*Bulletin scientifique de la France et de la Belgique*, t. XLIV, p. 110, 1910).
68. — Les Progrès de la cytologie des Champignons (*Progressus Rei Botanicae*, Bd. IV, p. 389, 1911. Tiré à part).
69. — Les Levûres. Paris, 1912.
70. — Nouvelles observations sur le chondriome de l'asque de *Pustularia vesiculosa*. Evolution du chondriome pendant les mitoses et la formation des spores (*Comptes rendus de la Société de Biologie*, t. LXXV, p. 646, 1913).
71. — Nouvelles remarques sur la coexistence de deux variétés de mitochondries dans les Végétaux chlorophylliens (*Comptes rendus de la Société de Biologie*, t. LXXXIII, p. 1046, 1920).
72. — Cytologie et sexualité du *Sphermophthora gossypii* (*Comptes rendus de l'Académie des Sciences*, Paris, t. 184, p. 1189, 1927).
73. — Quelques faits nouveaux relatifs au développement du *Sphermophthora gossypii* (*Comptes rendus de l'Académie des Sciences*, Paris, t. 186, p. 161, 1928).
74. — Remarques sur la phylogénie des Ascomycètes (*Comptes rendus de l'Académie des Sciences*, Paris, t. 186, p. 512, 1928).
75. — Recherches sur quelques Ascomycètes inférieurs isolés de la stigmatomycose des graines de cotonnier. Essai sur la phylogénie des Ascomycètes (*Revue générale de Botanique*, t. XL, p. 328, 397, 474, 555, 606, 1928).
76. GUILLIERMOND (A.) et MANGENOT (G.). — Revue générale des travaux de Cytologie parus de 1910-1915 (*Revue générale de Botanique*, t. XXXVIII, p. 202, 252, 329, 723, 1926 et t. XXXIX p. 52, 99, 172, 254, 330, 384, 458, 523, 587, 676, 727, 1927).

77. GWYNNE-VAUGHAN (H. C. I.) and BARNES (B.). — The structure and development of the Fungi. Cambridge 1927.
78. HARPER (R. A.). — Beitrag zur Kenntniss der Kerntheilung und Sporenbildung im Ascus (*Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft*, Bd. XIII, p. 67, 1895).
79. — Die Entwicklung des Peritheciiums bei *Sphaerotheca Castagnei* (*Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft* Bd. XIII, p. 475, 1895).
80. — Ueber das Verhalten der Kerne bei der Fruchtentwicklung einiger Ascomyceten (— *Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik*, Bd. XXIX, p. 655, 1896).
81. — Kerntheilung und freie Zellbildung im Ascus (*Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik*, Bd. XXX, p. 249, 1897).
82. — Cell-Division in Sporangia and Asci (*Annals of Botany*, vol. XIII, p. 467, 1899).
83. — Sexual Reproduction in *Pyronema confluens* and the Morphology of the Ascocarp (*Annals of Botany*, vol. XIV, p. 321, 1900).
84. — Binucleate Cells in Certain Hymenomycetes (*Botanical Gazette*, vol. XXXIII, p. 217, 1902).
85. — Sexual Reproduction and the Organization of the Nucleus in Certain Mildews (*Published by the Carnegie Institution of Washington*, n° 37, 1905).
86. — Nuclear phenomena of sexual reproduction in Fungi (*The American Naturalist*, vol. XLIV, p. 533, 1910).
87. HEDCOCK (G.G.). — Studies upon some chromogenic Fungi which discolor wood. Saint-Louis, 1906 (Thèse de Washington University).
88. HILITZER (A.). — Remarques sur le développement et l'organisation des fructifications chez quelques Hypocréales (*Preslia*. — *Bulletin de la Société botanique tchécoslovaque à Prague*, t. IV, 1926).
89. HOLTERMANN (C.). — Mykologische Untersuchungen aus den Tropen. Berlin, 1898.
90. JUEL (H. O.). — Ueber Zellinhalt, Befruchtung und Sporenbildung bei *Dipodascus* (*Flora*, Bd. XCI, p. 47. — *Ergänzungsband zum Jahrgang*, 1902).
91. — *Taphridium Lagerh.* und Juel, eine neue Gattung der Protomycetaceen (*Bihang Svenska Vet. Akad. Handl.*, Bd. 27, Afd. III, p. 1, 1902).
92. — Cytologische Pilzstudien. II. Zur Kenntnis einiger Hemiasceen (*Nova Acta Regiae Societatis Scientiarum Upsaliensis*, sér. IV, vol. 5, n° 5, p. 1, 1921. — Tiré à part).
93. KIHLMANN (O.). — Zur Entwicklungsgeschichte der Ascomyceten (*Acta Soc. Scient. Fennicae*, vol. XIV, p. 313, 1885).
94. KILLIAN (Ch.). — La sexualité des Ascomycètes et leurs relations avec

- les autres Champignons (*Bulletin Biologique de la France et de la Belgique*. — Précédemment *Bulletin Scientifique*, t. LIV, p. 179, 1921).
95. KIN (Chou-Tsang). — Recherches cytologiques sur la famille des Péronosporées (*Le Botaniste*, série XXI, p. 1, 1929. — Thèse Paris).
 96. KNIEP (Dr H.). — Die Sexualität der niederen Pflanzen. Jena, 1928.
 97. LAGERHEIM (G.). — *Dipodascus albidus*, eine neue, geschlechtliche Hemiascee (*Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik*, Bd. XXIV, p. 549, 1892).
 98. LANGERON (M.). — Précis de Microscopie. Paris, 1925.
 99. LEWTON-BRAIN (L.). — *Cordyceps ophioglossoides* (Ehrh.) (*Annals of Botany*, vol. XV, p. 521, 1901).
 100. LIKHITÉ (V.). — Recherches sur le développement et la biologie de quelques Ascomycètes (*Revue générale de Botanique*, t. XXXVIII, p. 5, 95, 146, 191, 239, 1926).
 101. LOHWAG (H.). — Zur Homologisierung der Konidien von Ascoidea (*Biologia Generalis*, vol. II, p. 835, 1926).
 102. — Das Oogon als Wesensbestandteil der Geschlechtsorgane im Pilzreich (*Biologia generalis*, vol. III, p. 699, 1927).
 103. LOTSY (J. P.). — Vorträge über botanische Stammesgeschichte. Bd. I, Algen und Pilze, Jena, 1907.
 104. LUTZ (L.). — Sur la culture des Champignons Hyménomycètes en milieu artificiel (*Bulletin de la Société Mycologique de France*, t. XLI, p. 310, 1925).
 105. MARCHAL (E.). — Eléments de Pathologie végétale appliquée à l'Agronomie et à la Sylviculture. Gembloux et Paris, 1925.
 106. MAIRE (R.). — Recherches cytologiques sur quelques Ascomycètes (*Annales Mycologici*, vol. III, p. 123, 1905).
 107. MARTIN (E. M.). — Cytological studies of *Taphrina Coryli* Nichida on *Corylus americana* *Transact. Wisconsin Acad. of Sci. Arts Letters*, vol. XXI, p. 345, 1924).
 108. — Culture and morphological studies of some species of *Taphrina* (*Phytopathology*, vol. XV, p. 67, 1925).
 109. MOREAU (F.). — Recherches sur la reproduction des Mucorinées et de quelques autres Thallophytes (*Le Botaniste*, série XIII, p. 1, 1913-1914).
 110. MOREAU (M. et M^{me} F.). — Les phénomènes cytologiques de la reproduction chez les Champignons des Lichens (*Le Botaniste*, série XX, p. 1, 1928).
 111. — Le développement du périthèce chez quelques Ascomycètes (Extrait de la *Revue générale de Botanique*, t. XLII, p. 1, 1930).
 112. MÖLLER (A.). — Phycomyceten und Ascomyceten. Botanische Mitteilungen aus den Tropen (*Hrsg. von A. F. W. Schimper*. Heft 9, 1901).

113. MÜNCH (E.). — Die Blaufäule des Nadelholzes (*Naturwissenschaftliche Zeitschrift für Land, und Forstwirtschaft*, 5 Jahrgang, p. 531, 1907).
114. NICHOLS (M. A.). — The Morphology and Development of Certain Pyrenomycetous Fungi (*Botanical Gazette*, vol. XXII, p. 301, 1896).
115. PICARD (F.). — Les Champignons parasites des insectes et leur utilisation agricole. Montpellier, 1914.
116. POPTA (C. M. L.). — Beitrag zur Kenntniss der Hemiasci (*Flora*, Bd. LXXXVI, p. 1, 1899).
117. RUHLAND (W.). — Untersuchungen zu einer Morphologie der stromabildenden Shpaeriales auf entwicklungsgeschichtlicher Grundlage (*Hedwigia*, XXXIX, p. 1, 1900).
118. ROBINSON (W.). — The Conditions of Growth and Development of *Pyronema confluens*, Tul. (*P. omphaloides* (Bull) Fuckel). (*Annals of Botany*, vol. XL, p. 245, 1926).
119. SACCARDO. — Sylloge fungorum omnium hucusque cognitorum. Padova.
120. SACHS (J.). — *Lehrbuch der Botanik*. 1. Aufl. Leipzig, 1868.
121. SAPPIN-TROUFFY. — Recherches histologiques sur la famille des Urédinées (*Le Botaniste*, série V, p. 59, 1896-1897).
122. SARTORIS (G. B.). — A cytological study of *Ceratostomella adiposum* (Butl.) comb. nov., the Blackrot fungus of sugar cane (*Journal of Agricultural Research*, vol. 35, 1927).
123. SIERP (Dr H.). — Die Sexualität der Pilze (*Die Naturwissenschaften*, Jahrgang III, Heft. 7, p. 82, 1915).
124. SORAUER (P.). — Handbuch der Pflanzenkrankheiten. Berlin.— Fünfte Auflage. Bd. I, 1924 ; Bd. II, 1. Teil 1928.
125. TANDY (G.). — The Cytology of *Pyronema domesticum* (Sow.) Sacc. (*Annals of Botany*, vol. XLI, p. 321, 1927).
126. TAVEL (Dr F.). — Vergleichende Morphologie der Pilze. Jena, 1892.
127. TISCHLER (G.). — Allgemeine Pflanzenkaryologie. Berlin, 1921-1922
128. VAN TIEGHEM (Ph.). — Culture et développement du *Pyronema confluens* (*Bull. Soc. Bot. de France*, t. XXXI, p. 355, 1884).
129. TULASNE (L. R. et C.). — Selecta Fungorum Carpologia, t. I-III. Paris, 1861-1865.
130. — Note sur les phénomènes de copulation que présentent quelques Champignons (*Ann. Sci. nat. Bot.*, sér. V, 6, p. 211, 1866).
131. VARITCHAK (B.). — Sur le développement des périthèces chez le *Cordyceps militaris* (Linn.) Link. (*Comptes rendus de l'Académie des Sciences*. Paris, t. 184, p. 622, 1927).
132. — L'évolution nucléaire chez *Ascoidea rubescens* Brefeld. (*Comptes rendus de l'Académie des Sciences*. Paris, t. 186, p. 96, 1928).
133. VINCENS (F.). — Recherches organogéniques sur quelques Hypocréales (Thèse, Paris. Lons-le-Saunier, 1917).

134. VUILLEMIN (P.). — Les bases actuelles de la systématique en mycologie (*Progressus Rei Botanicae*, Bd. II. Tiré à part, 1907).
135. — Les Champignons. Essai de Classification. Paris, 1912.
136. WAGER (H.). — The Sexuality of the Fungi (*Annals of Botany*, vol. XIII, p. 575, 1899).
137. WAGNER (N.). — Evolution du chondriome pendant la formation des grains de pollen chez les Angiospermes (*Biologia generalis*, Bd. III, vol. III, p. 15, 1927).
138. — Sur la formation « de novo » des chondriosomes dans le cytoplasme des cellules-mères des grains de pollen chez les Angiospermes (*Biologia generalis*, vol. III, p. 329, 1927).
139. WARD (H. M.) and BLACKMAN (V. H.). — Fungi (*The Encyclopaedia Britannica*. Eleventh edition, vol. 11, p. 333, 1910-1911).
140. WENT (F. A. F. C.). — Le Champignon de l'Ang-Quac, une nouvelle Thélébolée (*Ann. de Sc. nat. ; Bot.*, sér. 8, 1, 1895).
141. WETTSTEIN (F.). — Das Vorkommen von Chitin und seine Verwertung als systematisch-phylogenetisches Merkmal im Pflanzenreich (*Sitzungsberichten der Akademie der Wissenschaften in Wien Mathem. naturw. Klasse, Abteilung, I*, Bd. 130, Heft 1-3, 1921).
142. WETTSTEIN (R.). — Handbuch der systematischen Botanik. Leipzig und Wien, 1924.
143. WIEBEN (M.). — Die Infektion die Mycelüberwinterung und die Kopulation bei Excoasceen (*Forschungen a. d. Geb. d. Pflanzenkrankh. herausgegeben v. Schaffnit*. Jena, vol. III, p. 139, 1927).
144. ZOPF (W.). — Die Pilze in morphogischer, physiologischer, biologischer und systematischer Beziehung. Breslau, 1890.

TABLE DES MATIÈRES

PRÉFACE	Pages 1
INTRODUCTION	3
TECHNIQUE	7

PREMIÈRE PARTIE

HEMIASCI (*Brefeld*) *Varitchak*.

INTRODUCTION	9
--------------------	---

CHAPITRE I. — *Ascoidea rubescens* Brefeld.

Le genre <i>Ascoidea</i>	11
Le matériel pour l'étude de l' <i>Ascoidea rubescens</i>	12
A. Étude sur l'évolution nucléaire chez <i>Ascoidea rubescens</i> .	
Le mycélium et la reproduction végétative	13
La reproduction sexuelle	15
La germination des ascospores	23
B. Étude sur le cytome chez l' <i>Ascoidea rubescens</i> .	
Introduction	24
Observations vitales.	27
Les observations postvitales	27
Le cytome des conidies	29
Le cytome de l'asque et son évolution	31

CHAPITRE II. — La position systématique de l'*Ascoidea rubescens* et les prétendues relations de ce Champignon avec les groupes voisins

Introduction	36
<i>Hemiasci</i>	37
Comparaison entre <i>Ascoidea rubescens</i> et <i>Dipodascus albidus</i> ..	45
Une nouvelle interprétation des <i>Hemiasci</i>	47
Relations entre <i>Hemiasci</i> et Ascomycètes	51
Relations entre <i>Hemiasci</i> et Phycomycètes	59
La filiation des Ascomycètes	63

DEUXIÈME PARTIE

ASCOMYCÈTES (Etude des espèces).

I. <i>Ceratostomella piceae</i> Münch (= <i>C. pilifera</i> (Fr.) Wint <i>pro parte</i>).	
Considérations historiques	71
Matériel et technique	74
Le développement du mycélium et des conidies	75
La formation de l'ascogone	78
Les hyphes ascogènes	79
Le développement ultérieur des périthèces	80
Formation des asques et des ascospores	82
II. <i>Cordyceps militaris</i> (L.) Link.	
Introduction.....	86
Formation du stroma et sa signification	87
La formation de l'ascogone et son développement ultérieur.....	89
La formation des hyphes ascogènes proprement dits et des asques.	91
L'évolution nucléaire [dans les asques et la formation des ascospores.	93
III. <i>Nummularia Bulliardii</i> Tul.	
Introduction.....	95
Le développement du stroma.....	96
La formation de l'ascogone et son développement.....	98
IV. <i>Xylaria polymorpha</i> (Pers.) Grev.	
Introduction.....	100
Le développement du stroma	101
Origine des <i>Hyphes de Woronin</i>	102
Le développement ultérieur des pelotons primordiaux et l'évolution des noyaux dans les articles des <i>Hyphes de Woronin</i>	107
L'origine des hyphes ascogènes et la formation des asques.....	112
CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES ET CONCLUSIONS	117
INDEX BIBLIOGRAPHIQUE	133
TABLE DES MATIÈRES	141
PLANCHES HORS TEXTES	143

PLANCHES HORS TEXTE

PLANCHE I

Ascoidea rubescens Brefeld.

- Fig. 1. — Jeune sac sporifère polyénergide.
Fig. 2. — Les deux noyaux privilégiés se mettent en contact et leur volume augmente légèrement.
Fig. 3. — Début de la fusion des noyaux privilégiés.
Fig. 4. — Noyau double provenant de la fusion des noyaux privilégiés.
Fig. 5. — Première mitose du noyau double (Réduction chromatique).
Fig. 6-8. — Différents stades de l'évolution nucléaire montrant les deux séries de noyaux d'origine différente.



1



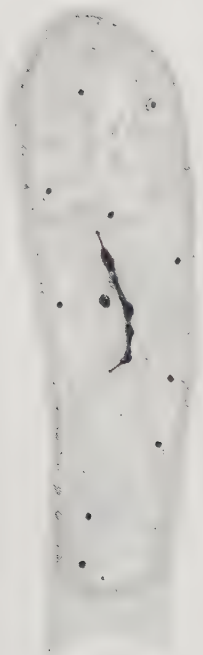
2



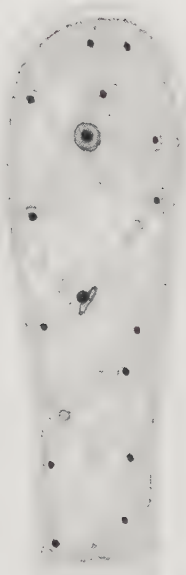
3



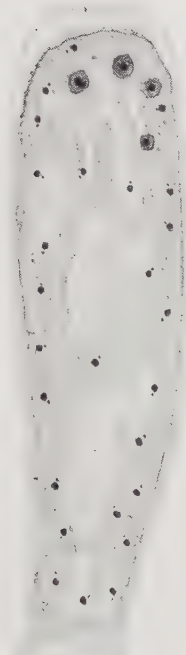
4



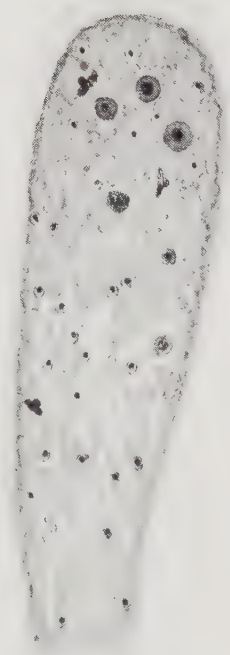
5



6



7



8

PLANCHE II

Ascoidea rubescens Brefeld.

- Fig. 1. — Division des noyaux dans le sac sporifère.
Fig. 2. — Noyaux après la division. A côté de chaque noyau on remarque un centrosome. On ne distingue plus nettement la différence entre les deux série de noyaux.
Fig. 3. — Début de la formation des spores. Les noyaux inutilisés restent dans l'épiplasma.
Fig. 4. — Stade avancé de la formation des spores.
Fig. 5. — Sac sporifère avec spores mûres entourées d'épiplasma.

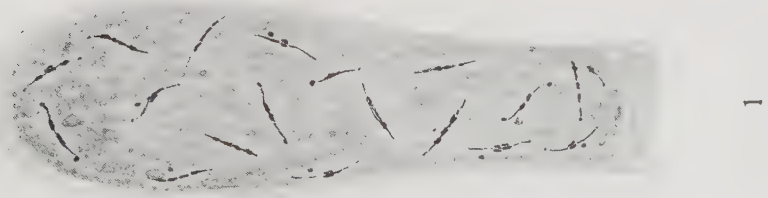
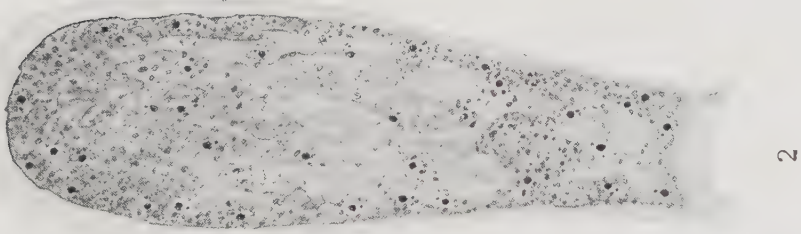
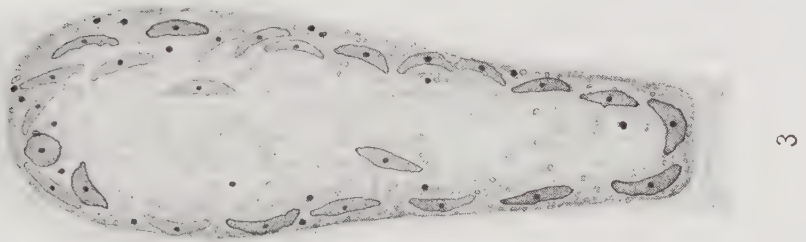
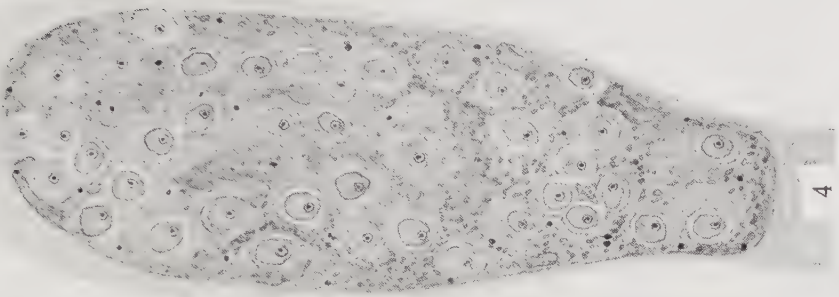
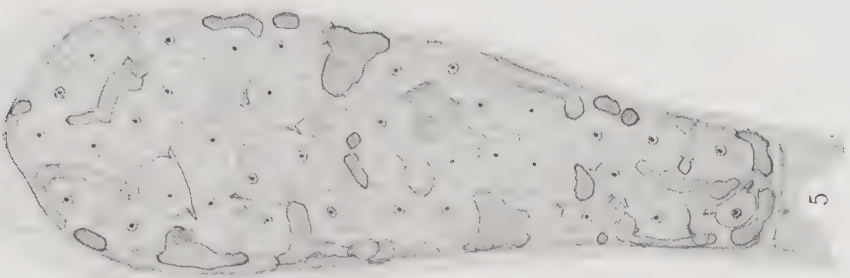


PLANCHE III

Ascoidea rubescens Brefeld.

Fig. 1. — Formation latérale exceptionnelle du sac sporifère.

Fig. 2. — Certains noyaux qui dérivent du noyau double vont dégénérer et disparaître par la suite dans l'épiplasme.

Fig. 3-5. — Déformation tératologique du sac sporifère.

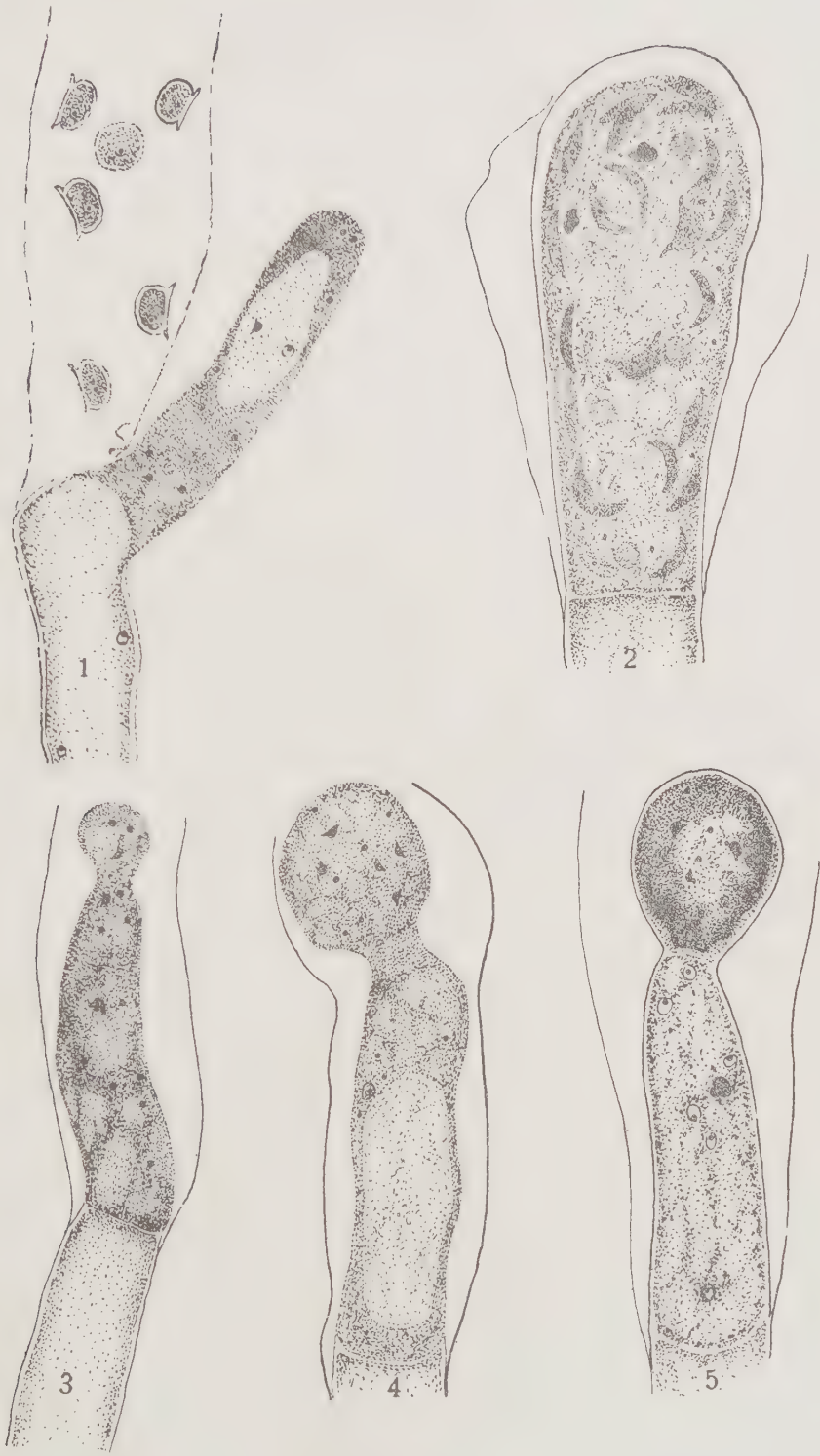


PLANCHE IV

Ascoidea rubescens Brefeld.

- Fig. 1. — Cytome dans un jeune sac sporifère.
Fig. 2. — Cytome déjà légèrement modifié dans un jeune sac sporifère secondaire en voie de formation.
Fig. 3. — Cytome en voie de transformation dans une cellule végétative qui va donner un sac sporifère.
Fig. 4. — Cytome ayant déjà subi certaines modifications dans un sac sporifère secondaire et localisé surtout à la périphérie.
Fig. 5. — Cytome dans un sac sporifère secondaire ayant encore assez bien conservé son aspect primitif.
Fig. 6. — Cytome d'un sac sporifère pendant la division des noyaux.



PLANCHE V

Ascoidea rubescens Brefeld.

- Fig. 1-2. — Cytome venant de traverser le stade « vésiculaire » : surtout localisé à la périphérie (fig. 2).
- Fig. 3-4. — Le filament mycélien portant le sac sporifère est coupé dans le sens longitudinal. Dans les cellules végétatives on trouve les différents aspects que présente le cytome au cours de son évolution dans le sac sporifère (fig. 3).
- (Fig. 4 *a*. Cytome du sac sporifère après le stade « vésiculaire ».
- Fig. 4 *b*. Cytome de la cellule sous-jacente qui, à la suite d'une modification précoce en sac sporifère a changé d'aspect. Il est au stade « vésiculaire ». Fig. 4 *c*. Cytome d'une cellule végétative présentant le même aspect que le jeune sac sporifère représenté dans la fig. 1, pl. IV).
- Fig. 5. — Cytome ayant traversé le stade, « vésiculaire ». La plupart de ces éléments se trouvent à la périphérie. (Sac sporifère coupé un peu obliquement les cytosomes semblent être plus courts qu'ils ne le sont en réalité.)

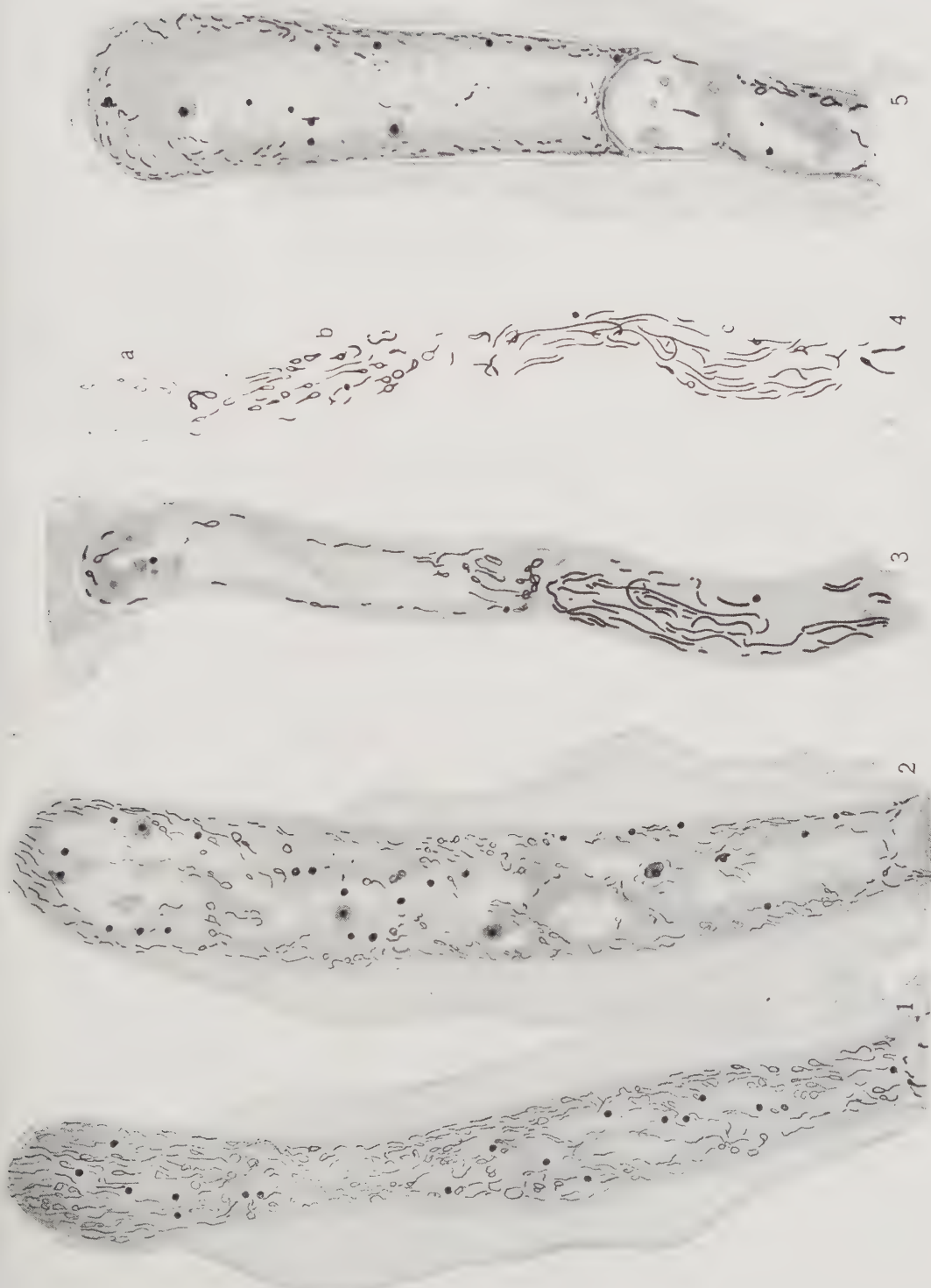


PLANCHE VI

Ascoidea rubescens Brefeld.

Fig. 1-4. — Différents aspects du cytome au cours de son évolution.

Fig. 5-6. — Cytome au moment de la formation des spores.

Fig. 7. — Cytome de jeunes spores.





PLANCHE VII

Ascoidea rubescens Brefeld.

Fig. 1-3. — Cytome pendant la maturation des spores.

Fig. 4. — Cytome dans les spores mûres après leur mise en liberté.

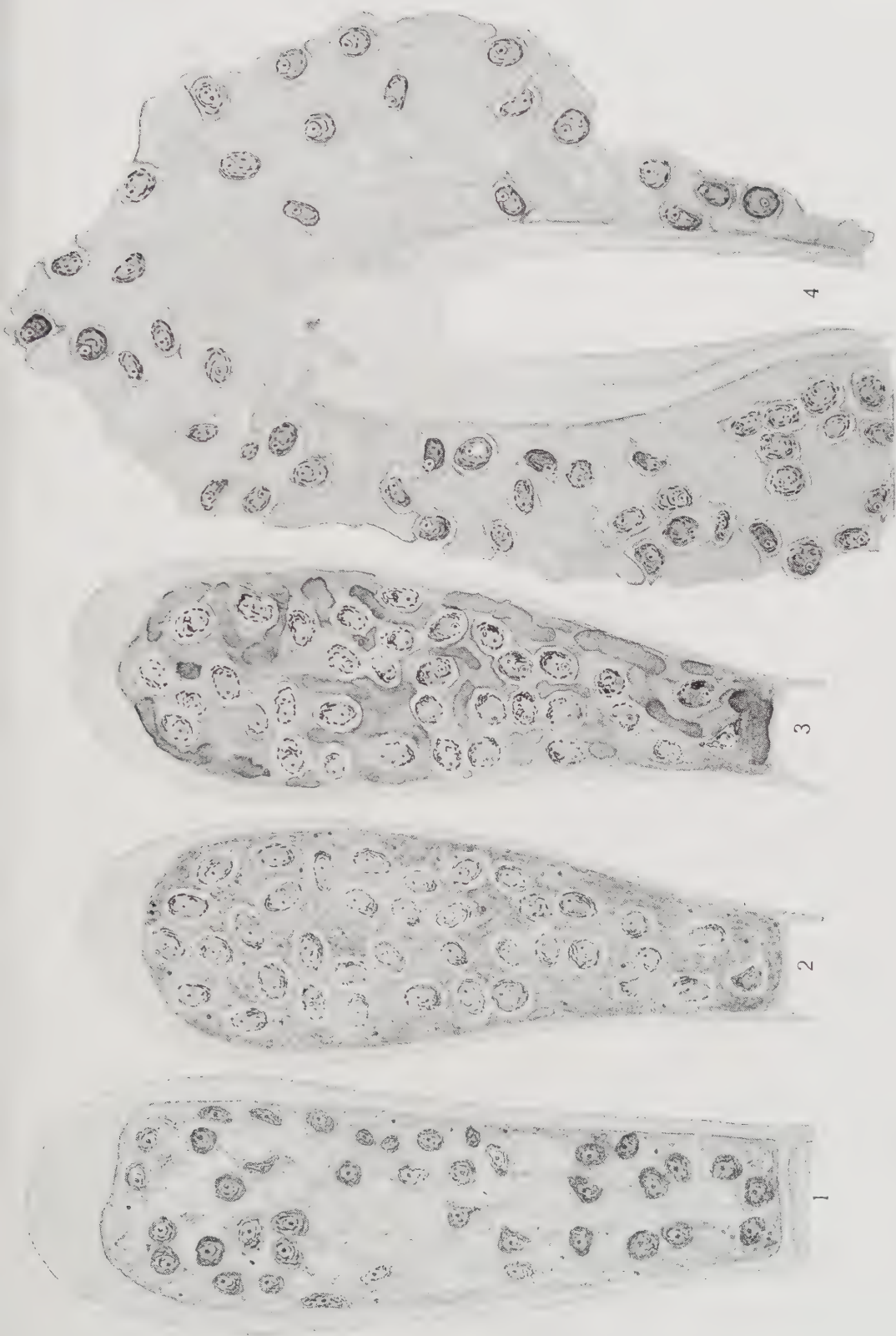


PLANCHE VIII

Ceratostomella piceae Münch.

- Fig. 1. — Organes initiaux du périthèce (Ascogone — recourbé et binucléé. Trophogone — cellule plus petite uninucléée).
Fig. 2. — L'ascogone est enroulé autour du trophogone.
Fig. 3-4. — Développement de l'ascogone et disparition du trophogone.
Fig. 5-7. — Différents aspects du jeune périthèce.
Fig. 8. — Formation des hyphes ascogènes par ramification de l'ascogone.
Fig. 9-10. — Différents stades du développement ultérieur du périthèce. Au milieu on trouve les grandes cellules provenant de l'ascogone.



1



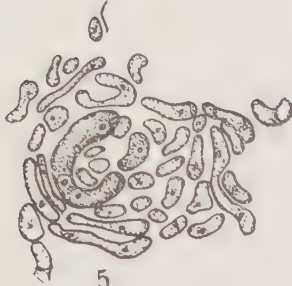
2



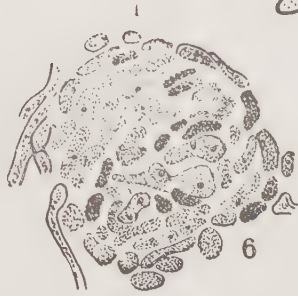
3



4



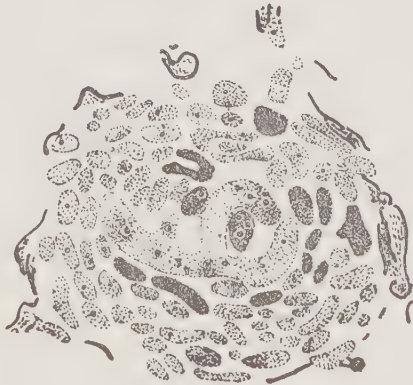
5



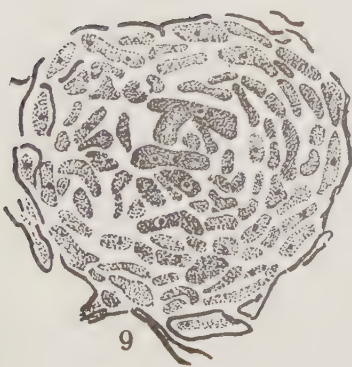
6



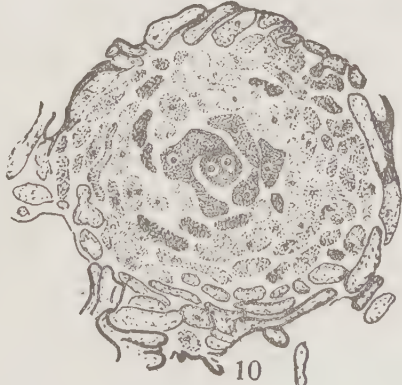
7



8



9



10



PLANCHE IX

Ceratostomella piceae Münch.

Fig. 1. — Début de la formation du col du périthèce. A la base on voit les grandes cellules polyénergides qui se forment à la suite d'une transformation de l'ascogone.

Fig. 2. — Apparition de la cavité centrale et début de la formation des asques.

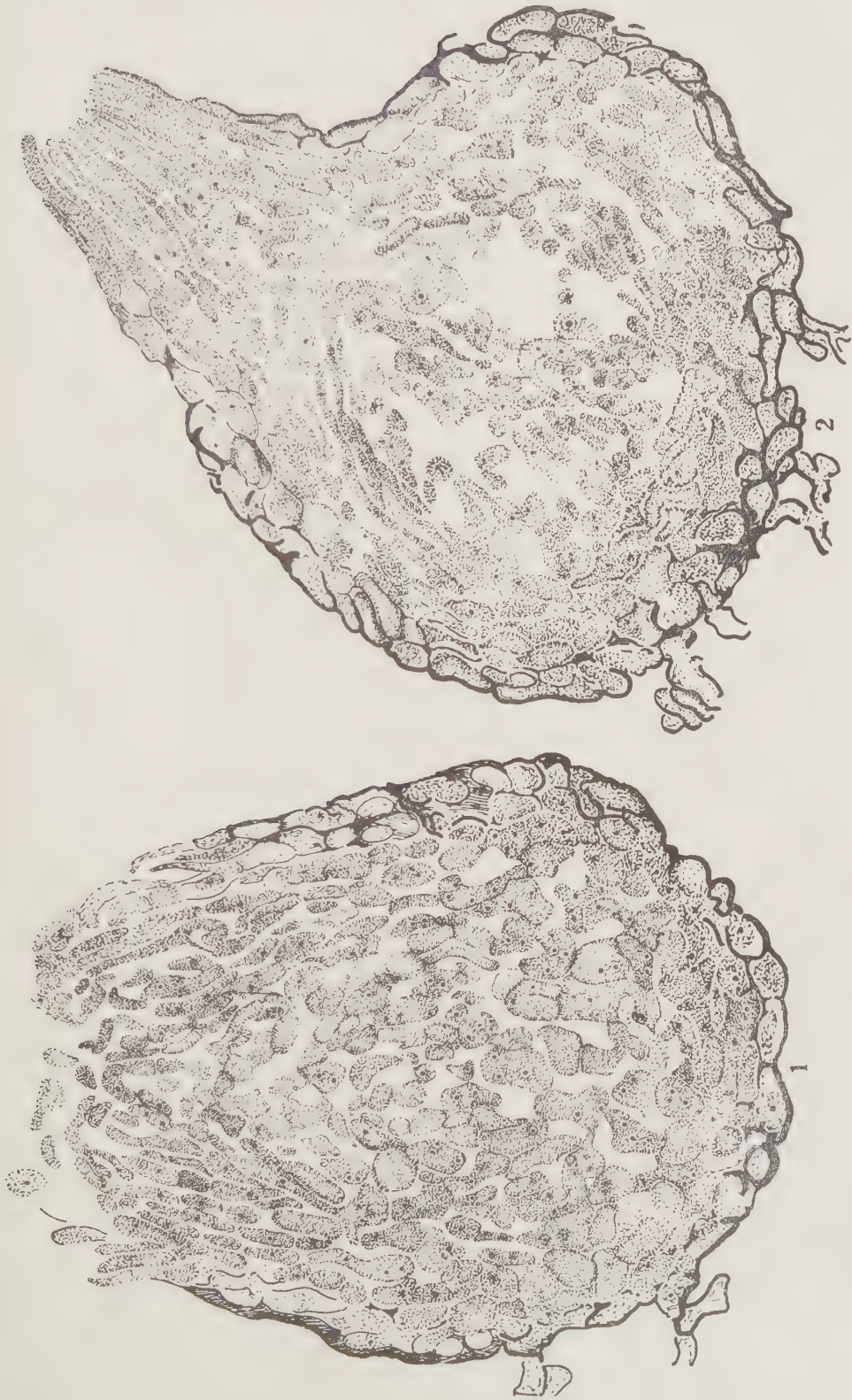
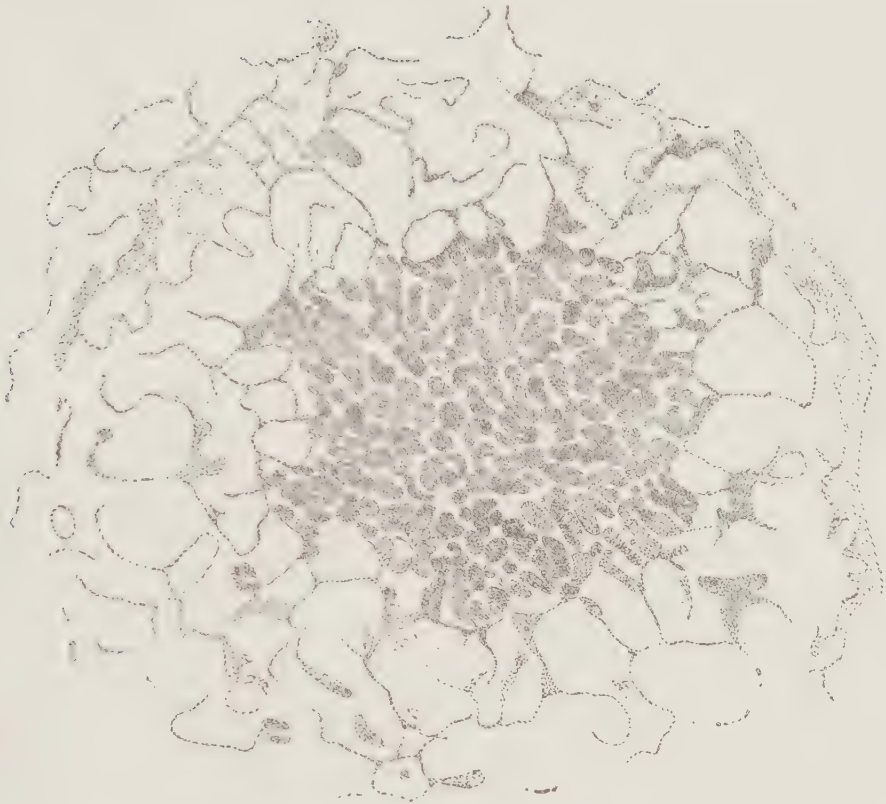


PLANCHE X

Ceratostomella piceae Münch.

Fig. 1. — Position centrale de tissu ascogène.

Fig. 2, *a-u*. — Formation des crochets, des asques et des ascospores.



2



PLANCHE XI

Cordyceps militaris (L.) Link.

Fig. 1. — Peloton qui va former un périthèce.

Fig. 2. — Jeune périthèce.

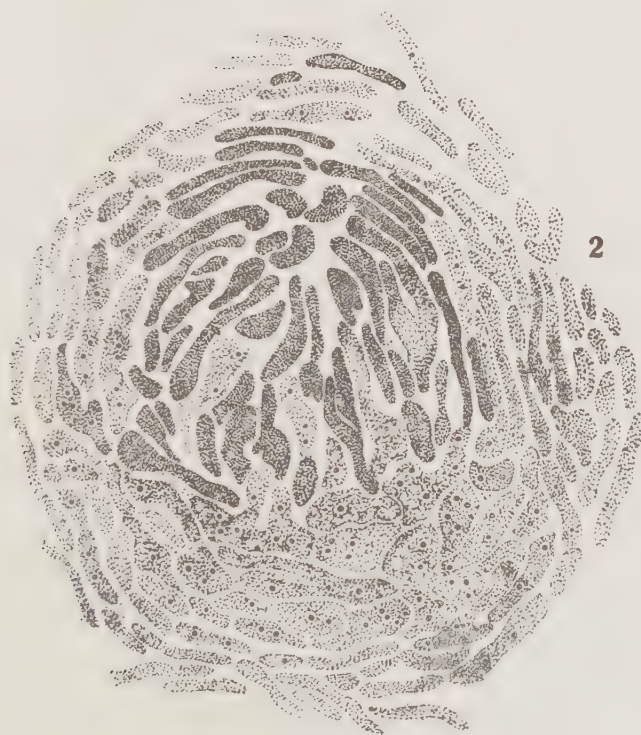
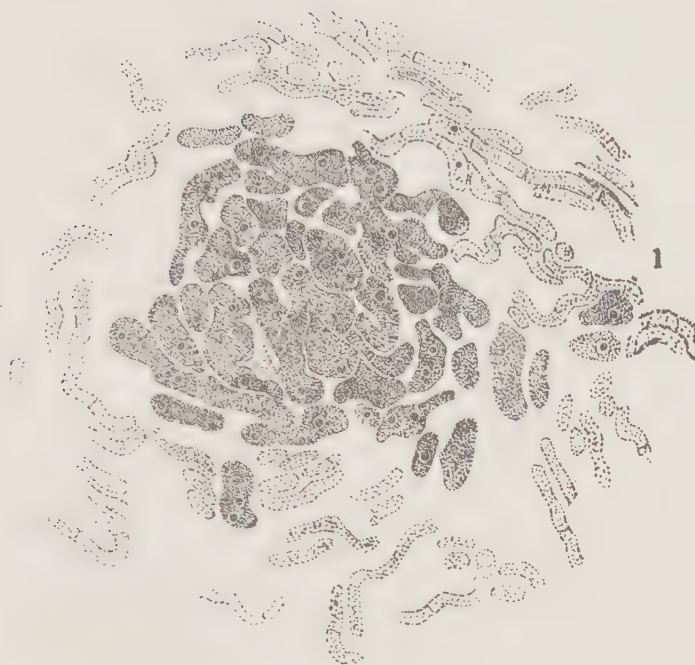


PLANCHE XII

Cordyceps militaris (L.) Link.

Fig. 1. — Ramification des hyphes ascogènes dans un jeune périthèce.



PLANCHE XIII

Cordyceps militaris (L.) Link.

- Fig. 1. — Crochets à deux noyaux.
Fig. 2. — Crochet à 4 noyaux.
Fig. 3. — Jeune asque à deux noyaux.
Fig. 4. — Ramification des hyphes ascogènes.
Fig. 5. — Formation probablement tératologique dans le périthèce adulte
Fig. 6-7. — Jeunes asques à deux noyaux qui vont se fusionner. A côté de chaque noyau on trouve un centrosome.
Fig. 8. — Noyau double.
Fig. 9. — Prophase du noyau double.
Fig. 10-16. — Différents stades de trois divisions successives donnant les huit noyaux.
Fig. 17. — Formation libre d'un embryon de l'ascospore (processus décrit par Harper).
Fig. 18. — Embryons des ascospores.
Fig. 19. — Transformation des embryons en ascospores.
Fig. 20. — Asque avec ascospores mûres.



PLANCHE XIV

Nummularia Bulliardii Tul.

Fig. 1. — Jeune ascogone.

Fig. 2. — Ascogone commençant à s'enrouler.

Fig. 3-6. — Pelotons formés en grande partie par les hyphes végétatives, se transformant plus tard en périthèces (au centre de ces pelotons on voit l'*Hyphe de Woronin* provenant de l'ascogone).



PLANCHE XV

Xylaria polymorpha (Pers.) Grev.

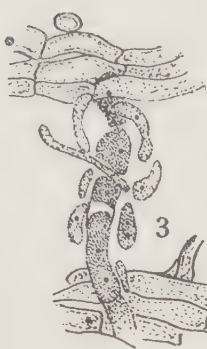
- Fig. 1-4. — Origine de la série des cellules caractéristiques.
Fig. 5. — Série caractéristique avec un grand article qui se transforme probablement en *Hyphe de Woronin*.
Fig. 6-9. — Un article de cette série ordinairement plus grand que les autres, commence à s'enrouler.
Fig. 10. — Stade plus avancé dans lequel on voit déjà nettement la jeune *Hyphe de Woronin*.



1



2



3



4



5



6



7



8



9



10

PLANCHE XVI

Xylaria polymorpha (Pers.) Grev.

- Fig. 1-3.— Différents aspects dans les préparations coupées perpendiculairement à la série des cellules caractéristiques.
Fig. 4. — Article de la série caractéristique qui a fourni par son développement l'*Hyphe de Woronin*.
Fig. 5. — Peloton constitué par les hyphes végétatives au milieu desquelles on voit l'*Hyphe de Woronin*.
Fig. 6-7. — Différents stades pendant l'évolution de l'*Hyphe de Woronin*

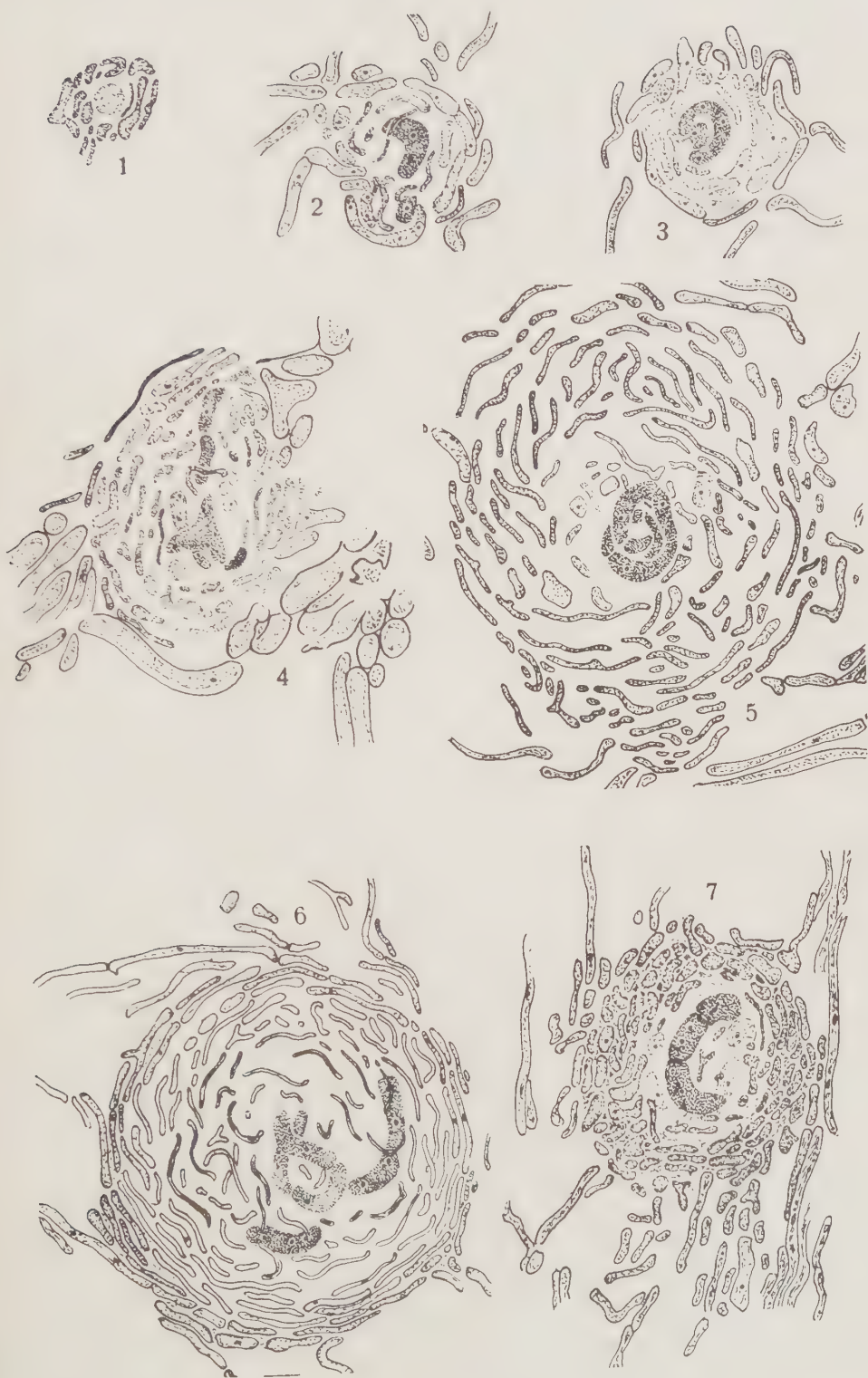




PLANCHE XVII

Xylaria polymorpha (Pers.) Grev.

Fig. 1-22. — Différents aspects des noyaux dans les articles de l'*Hyphe* de *Woronin*.



PLANCHE XVIII

Xylaria polymorpha (Pers.) Grev.

- Fig. 1. — Peloton avancé dans son développement, avec l'*Hyphe* de *Worronin* dont les articles semblent être binucléés.
Fig. 2. — Peloton en voie de transformation en périthèce.

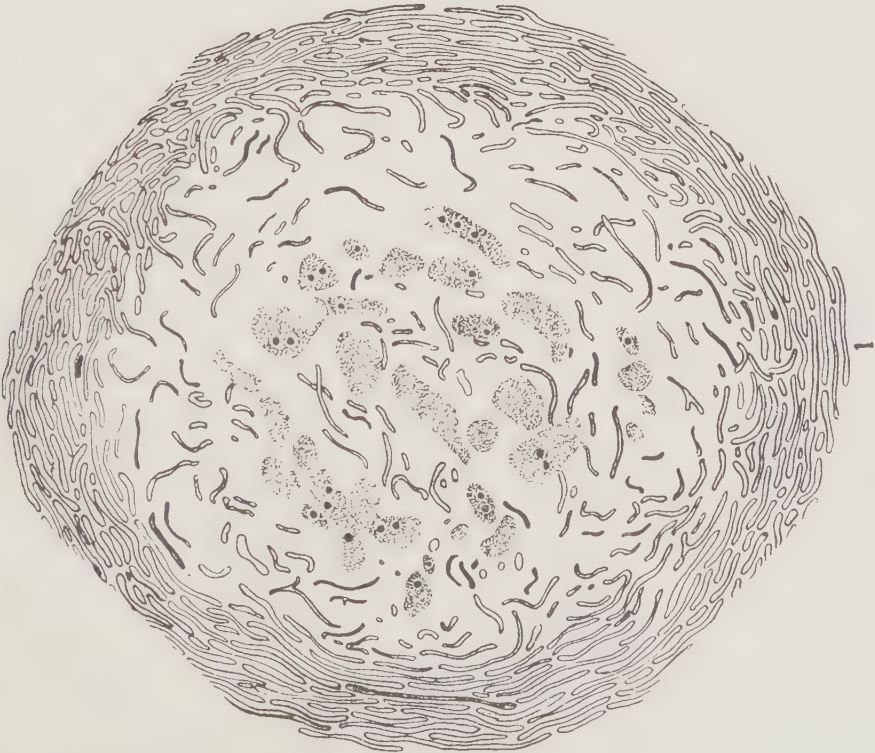
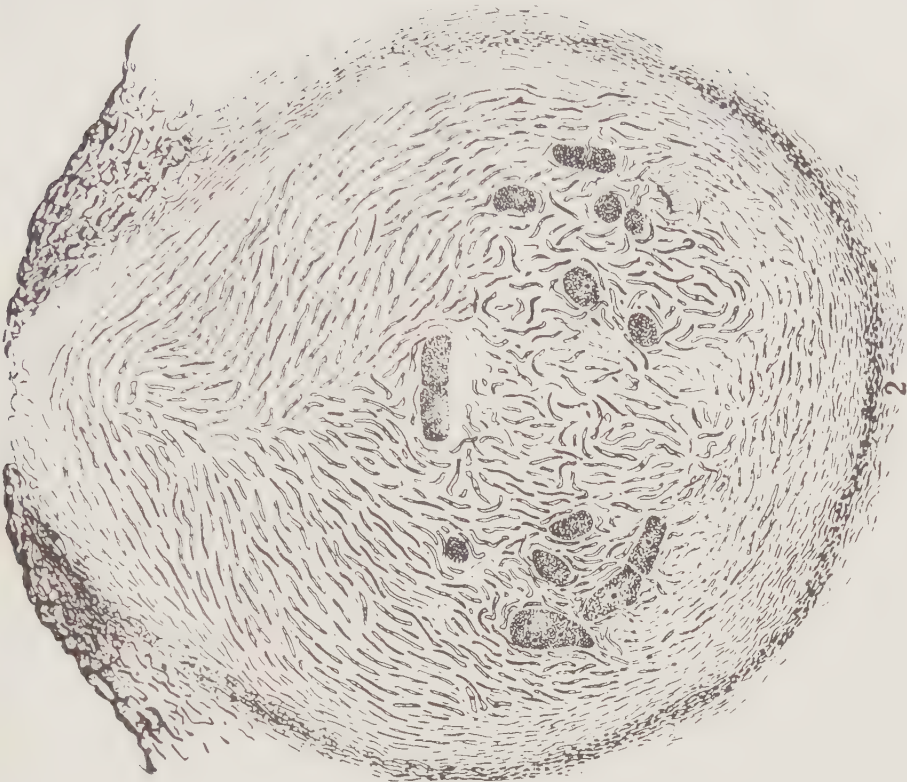


PLANCHE XIX

Xytaria polymorpha (Pers.) Grev.

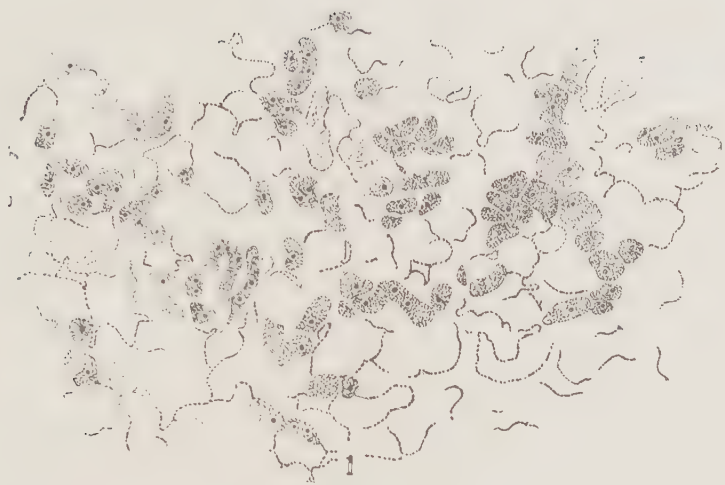
Fig. 1. — Origine des hyphes ascogènes.



PLANCHE XX

Xylaria polymorpha (Pers.) Grev.

- Fig. 1. — Début des hyphes ascogènes dans une préparation coupée parallèlement à la base du périthèce.
Fig. 2. — Portion du périthèce avec les asques plus ou moins mûrs.



DEUXIÈME THÈSE

Propositions données par la Faculté.

1. *Géologie* : Les glaciers en Europe
à l'ère quaternaire.
2. *Zoologie* : Les formes larvaires des
Echinodermes.

Vu et approuvé :

Paris, le 23 janvier 1931.

Le Doyen de la Faculté des Sciences,

CH. MAURAIN.

Vu et permis d'imprimer
le Recteur de l'Académie de Paris,

S. CHARLÉTY.

